ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 71

10

ОКТЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 71 (1986) № 10

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. Г. Каценко*, *И. В. Корзинина* и *В. В. Крайнева*

Сдано в набор 10.07.86. Подписано к печати 17.10.86. М-18907. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.70
Усл. кр.-отт. 15.23. Уч. изд. л. 18.06. Тираж 2236. Тип. зак. 624.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.8 : 581.45 : 537.533.35

Е. В. Вознесенская, Ю. В. Гамалей

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТЬЕВ С КРАНЦ-АНАТОМИЕЙ

E. V. VOSNESENSKAYA, YU. V. GAMALEY.
THE ULTRASTRUCTURAL CHARACTERISTICS OF LEAF TYPES WITH KRANZ-ANATOMY

Приведено ультраструктурное описание типов кранц-анатомии с использованием оригинальных и литературных данных. Показано, что большое разнообразие анатомических типов сводится в основном к двум ультраструктурным вариантам дифференциации мезофилла, которые согласуются с двумя известными типами энзиматической активности C_4-растений: НАДФ-МЭ, НАД-МЭ. Небольшая группа злаков с ФЕП-КК активностью по ультраструктурным признакам является промежуточной, но более близкой к группе растений с НАД-МЭ типом.

Кранц-анатомия (коронарная, корончатая, венечная анатомия) давно известна как один из специфических типов листовой анатомии (Haberlandt, 1894). Интерес к ультраструктурной организации листьев с этим типом анатомии возник вместе с обнаружением ее корреляции с C_4-фотосинтезом и рос по мере увеличения списка C_4-растений. Сейчас, когда число C_4-видов перешагнуло за 1000, ультраструктурная информация оказалась столь обширной, что несомненно нуждается в систематизации. В данной статье она подобрана по типам кранц-анатомии, встречающимся среди двудольных и однодольных растений. Кроме общей ультраструктурной характеристики типов, приведено описание отклонений от типовой ультраструктуры для каждой группы растений.

Двудольные растения

Наличие C_4-пути фотосинтетического метаболизма и кранц-анатомии показано у представителей 15 семейств двудольных растений (Downton, 1975; Raghavendra, Das, 1978). Многие из них не имеют полного набора признаков кранц-анатомии или имеют те или иные отклонения от типичной кранц-анатомии. Проблема систематизации вариантов кранц-анатомии для двудольных стояла достаточно остро, особенно в связи с постоянным расширением списка C_4-двудольных, обнаружением новых сочетаний признаков кранц-анатомии, привлечением ультраструктурных данных. Попытки создания таких классификаций уже предпринимались для представителей отдельных семейств. Наиболее удачная из них — классификация, разработанная R. C. Carolin с соавторами (1975) для сем. *Chenopodiaceae*. Систематизируя ниже собственный и литературный материал по всем двудольным, имеющим кранц-анатомию, мы взяли за основу классификационную систему этих авторов, доработав ее с учетом полученных позднее данных. Типы кранц-анатомии у двудольных в большинстве случаев не приурочены к определенным таксономическим группам, поэтому их классификация строится на особенностях листовой анатомии и названия типов отражают анатомическую специфику.

Коронарный тип

Это наиболее часто встречающийся в листьях двудольных вариант кранц-анатомии (рис. 1). Проводящие пучки окружены специализированной хлоренхимной обкладкой из крупных клеток, которая может быть сплошной или разомкнутой со стороны флоэмы. Вокруг обкладки более или менее радиально располагаются клетки мезофилла. Среди видов с таким типом анатомии листа по

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1986 г.

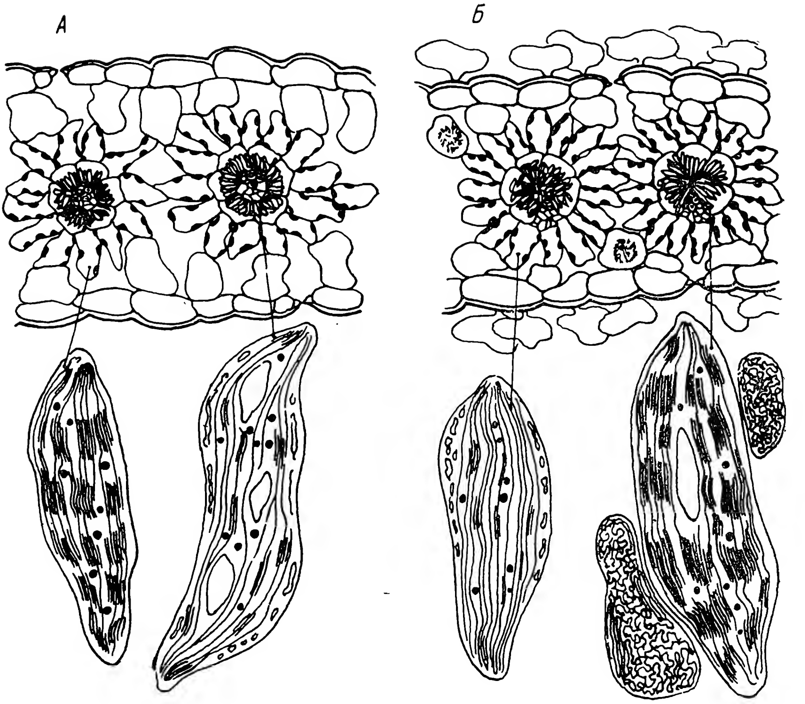


Рис. 1. Двудольные растения. Коронарный тип анатомии.

А — подтип, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах обкладки (*Londesia eriantha*). Здесь и на всех последующих рисунках показаны расположение клеток мезофилла и обкладки на поперечном срезе листа, структура хлоропластов мезофилла и обкладки; для видов с гипертрофированным хондриомом в обкладке — структура митохондрий. *Б* — подтип, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах мезофилла и гипертрофией хондриома в обкладке (*Atriplex dimorphostegia*).

ультраструктурным признакам могут быть выделены два подтипа (рис. 1, *А*, *Б*).

Подтип А. ***Amaranthaceae:*** *Froelichia gracilis* (1, 3, 4), *Gomphrena brachystylis* (7), *G. brownii* (7), *G. canescens* (7), *G. celosioides* (5—7), *G. conica* (7), *G. decipiens* (10), *G. flaccida* (7), *G. globosa* (1, 2, 8), *G. macrocephala* (10), *G. prostrata* (10), *Tidestromia oblongifolia* (2); ***Nyctaginaceae:*** *Boerhavia diffusa* (7); ***Euphorbiaceae:*** *Euphorbia maculata* (3, 4); ***Aizoaceae:*** *Trianthema compacta* (7), *T. pilosa* (7), *Zaleya galericulata* (7); ***Portulacaceae:*** *Portulaca australis* (7), *P. bicolor* (7), *P. filifolia* (7), *P. grandiflora* (13), *P. olygosperma* (7); ***Asteraceae:*** *Flaveria brownii* (11), *F. palmeri* (9); ***Chenopodiaceae:*** *Londesia eriantha* (12); ***Zygophyllaceae:*** *Tribulus terrestris* (12).

Источники: 1, 2 — Downton, 1970, 1971; 3 — Laetsch, 1971; 4 — Gutierrez e. a., 1974; 5 — Hatch e. a., 1975; 6 — Repo, Hatch, 1976; 7 — Carolin e. a., 1978; 8 — Appiano e. a., 1979; 9 — Keefe, Mets, 1983; 10 — Estelita-Teixeira, Handro, 1984; 11 — Holaday e. a., 1984; 12 — Гамалей, 1985; 13 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. Хлоропласты мезофилла имеют крупные граны; хлоропласты обкладки полностью или почти безгранные (рис. 1, *А*). Различия по величине пластид незначительные. Крахмал в бóльших количествах накапливается в хлоропластах обкладки. Периферический ретикулум в хлоропластах и обкладки, и мезофилла представлен одним—двумя рядами пузырьков. Митохондрии в обоих типах клеток мелкие и редкие, с нерегулярными кристами; микротела встречаются одинаково редко. Оболочки клеток обкладки утолщены незначительно, плазмодесмы распределены диффузно по тангентальной стенке. Органеллы в обкладке смещены в центростремительном направлении.

Вариации. По степени редукции гран в хлоропластах обкладки можно наблюдать серию переходов: у *Gomphrena celosioides* тилакоиды в основном сдвоенные: у *Boerhavia diffusa* и *Froelichia gracilis* среди одиночных тилакоидов имеются мелкие граны из 2—3 тилакоидов; наивысшая степень редукции гран найдена у древесных видов рода *Euphorbia* — параллельно уложенные одиночные тилакоиды доминируют.

Подтип Б: ***Amaranthaceae:*** *Amaranthus deflexus* (10), *A. edulis* (1, 2, 5, 9), *A. hybridus* (10), *A. palmeri* (5), *A. retroflexus* (6, 11); ***Chenopodiaceae:*** *Atriplex* — 21 вид (1, 3, 4, 7 и др.); ***Portulacaceae:*** *Portulaca oleracea* (2, 5, 7, 8); ***Aizoaceae:*** *Mollugo cerviana* (2), *Trianthema triquetra* (8); ***Euphorbiaceae:*** *Euphorbia humifusa* (12).

Источники: 1, 2 — Laetsch, 1968, 1971; 3 — Downton e. a., 1969; 4 — Osmond e. a., 1969; 5 — Downton, 1971; 6 — Usuda e. a., 1971; 7, 8 — Carolin e. a., 1975, 1978; 9 — Chapman e. a., 1975; 10 — Frean, Cresswell, 1981; 11 — Fisher, Evert, 1982; 12 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. В хлоропластах обкладки граны более крупные, чем в хлоропластах мезофилла (рис. 1, *Б*), где явно заметна редукция гран вплоть до почти агранальной структуры. Хлоропласты обкладки обычно крупнее хлоропластов мезофилла. Крахмал образуется в хлоропластах обоих типов клеток, но в большем количестве в хлоропластах обкладки. Периферический ретикулум имеется в обоих типах хлоропластов, но лучше выражен в хлоропластах мезофилла. В хлоропластах обкладки иногда образуются протуберанцы, заполненные периферическим ретикулумом, сходным по структуре с трубчатыми кристами митохондрий. Митохондрии в клетках мезофилла редкие, мелкие, с нерегулярными кристами, в клетках обкладки — многочисленные, крупные, с трубчатыми и пластинчатыми кристами. Микротела довольно многочисленные и крупные в клетках обкладки, иногда с плотным центром, и мелкие, редкие в клетках мезофилла. Смещение органелл в клетках обкладки центростремительное. Оболочка клеток обкладки утолщена незначительно, плазмодесмы в основном расположены на тангентальной стенке.

Вариации. У некоторых видов рода *Atriplex* отмечено более интенсивное развитие гран в хлоропластах мезофилла по сравнению с хлоропластами обкладки. У *Trianthema triquetra* гипертрофия хондриома выражена слабо. Кроме того, у этого вида отмечено центробежное смещение органелл в обкладке.

Полукоронарный тип

Распространен в уплощенных суккулентных листьях (рис. 2). Мезофилл, как и в вышеописанном типе, локализован вдоль проводящих пучков. Проводящая система состоит из центральной жилки и периферической сети жилок, расположенных в двух парадермальных плоскостях. Средняя часть листа занята водоносной паренхимой, смыкающейся между пучками с водоносной гиподермой. Клетки обкладки и палисады образуют арки над проводящими пучками. По ультраструктурным признакам виды с такой анатомией тоже могут быть разделены на два подтипа (рис. 2, *А*, *Б*).

Подтип А. ***Chenopodiaceae:*** *Bassia hyssopifolia* (1, 2), *B. muricata* (1), *Kochia melanoptera* (2), *K. odontoptera* (3), *K. prostrata* (3), *K. scoparia* (1, 3).

Источники: 1 — Carolin e. a., 1975; 2 — Гамалей, 1985; 3 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. Хлоропласты мезофилла имеют крупные граны и низкое содержание крахмала (рис. 2, *А*). Безгранные или слабогранальные хлоропласты обкладки отличаются высоким содержанием крахмала. Периферический ретикулум в хлоропластах обоих типов клеток развит слабо. Митохондрии и микротела в обоих типах клеток мелкие и редкие. Клетки обкладки имеют сильно утолщенные оболочки, плазмодесмы на границе с мезофиллом располагаются группами в порах. Смещение органелл центростремительное. Несомненно общее ультраструктурное сходство с подтипом А коронарного типа.

Вариации. Различия между видами состоят в степени редукции гран в хлоропластах обкладки. Более сильная редукция свойственна видам рода *Bassia*, у которых хлоропласты обкладки имеют в основном одиночные тилакоиды. У *Kochia prostrata* одиночных тилакоидов меньше, преобладают сдвоенные, есть и небольшие граны из 3—4 тилакоидов.

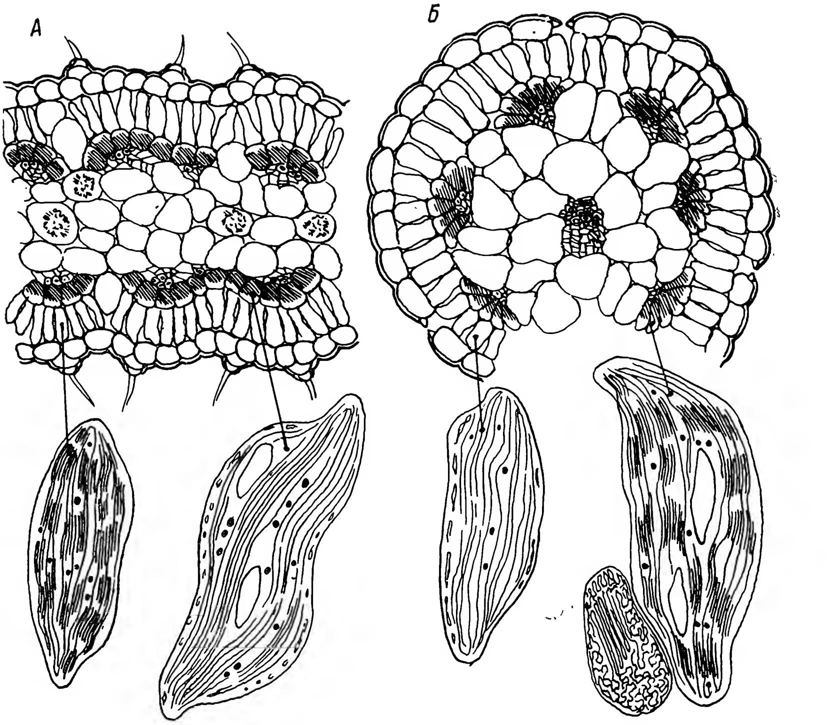


Рис. 2. Двудольные растения. Полукоронарный тип анатомии.

А — подтип, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах обкладки (*Bassia hyssopifolia*). Б — подтип, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах мезофилла и гипертрофией хондриома в обкладке (*Zygophyllum simplex*).

Подтип Б. ***Zygophyllaceae:*** *Zygophyllum simplex.*

Источник: Crookston, Moss, 1972.

Хлоропласты обкладки имеют крупные граны и содержат много крахмала (рис. 2, *Б*). Митохондрии крупные, многочисленные, с трубчатыми кристами. Оболочка клеток обкладки сильно утолщена; органеллы смещены в центростремительном направлении. Очевидно ультраструктурное сходство с подтипом Б коронарного типа.

Коронарно-центрический тип

Характерен для цилиндрических суккулентных листьев и стеблей (рис. 3). Клетки обкладки и мезофилла образуют сплошное кольцо по периферии листа (или стебля у афилльных видов). Проводящая система погружена в водоносную паренхиму, главная жилка занимает центральное положение, мелкие пучки пронизывают водоносную ткань и контактируют с клетками обкладки.

В этом типе, как и в предыдущих, по ультраструктурным признакам выделяются два подтипа (рис. 3, *А*, *Б*).

Подтип А. ***Chenopodiaceae:*** *Aellenia subaphylla* (3, 5), *Girgensohnia oppositifolia* (6), *Halogeton glomeratus* (2), *H. arachnoidea* (5), *Haloxylon ammodendron* (5), *H. persicum* (3), *Horaninovia minor* (5), *H. ulicina* (6), *Salsola collina* (5), *S. kali* (1, 2), *S paletzkiana* (6), *S. paulsenii* (6), *S. praecox* (5), *S. richteri* (4).

Источники: 1 — Olesen, 1974; 2 — Carolin e. a., 1975; 3, 4 — Вознесенская, 1976а, б; 5 — Гамалей, 1985; 6 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. Хлоропласты мезофилла имеют крупные граны (рис. 3, *А*), один слой периферического ретикулума и одиночные крахмальные зерна. Хлоропласты обкладки безгранные или с небольшими гранами, периферический ретикулум выражен тоже слабо, содержание крахмала высокое. По структуре митохондрий и микротел различий нет: в обоих типах клеток они мелкие и немногочисленные. В целом ультраструктура такая же, как в подтипах А двух предыдущих типов.

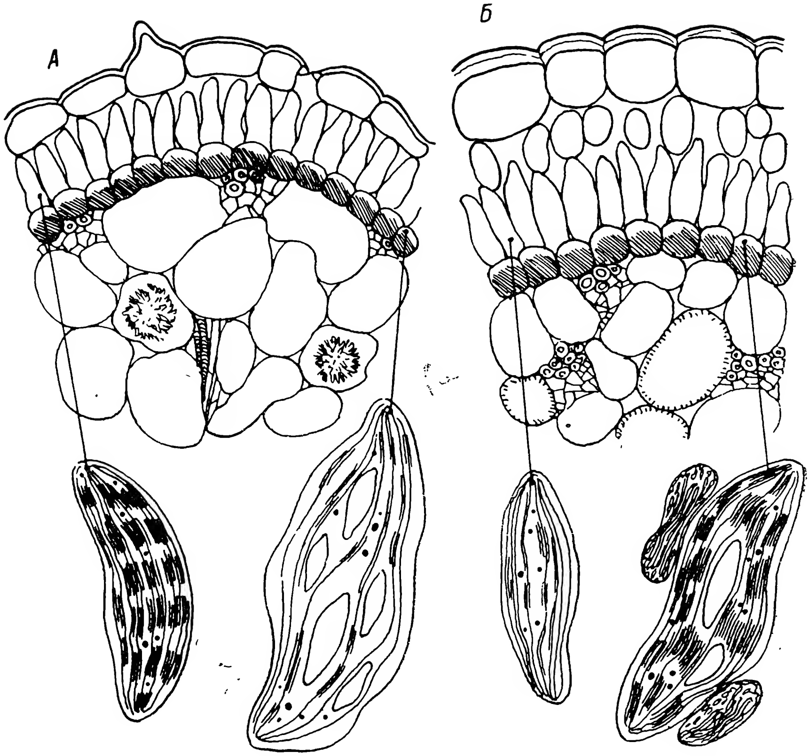


Рис. 3. Двудольные растения. Коронарно-центрический тип анатомии.

А — подтип, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах обкладки (*Salsola collina*). *Б* — подтип, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах мезофилла и гипертрофией хондриома в обкладке (*Calligonum caput-medusae*).

Вариации. Степень редукции гран в хлоропластах обкладки может быть различной: у видов рода *Horaninovia* преобладают одиночные тилакоиды, у *Aellenia subaphylla* и *Haloxylon persicum* — сдвоенные или строенные, у *H. ammodendron* встречаются граны до 7—10 тилакоидов.

Подтип Б. ***Chenopodiaceae:*** *Climacoptera transoxana* (1), *Halocharis hispida* (1), *Salsola dendroides* (3), *S. rigida* (3); Polygonaceae; *Calligonum caput-medusae* (3), *C. persicum* (2).

Источники: 1 — Вознесенская, 1976б; 2 — Winter e. a., 1977; 3 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. Клетки обкладки имеют гранальные хлоропласты, в хлоропластах мезофилла граны редуцированы (рис. 3, *Б*). Крахмал в больших количествах накапливается в хлоропластах обкладки. Периферический ретикулум развит слабо. Митохондрии в клетках обкладки крупные, с трубчатыми и пластинчатыми кристами, микротела тоже крупные. В мезофилле митохондрии и микротела мелкие и встречаются редко. Структура аналогична подтипу Б других типов.

Вариации. Клетки мезофилла растений этой группы различаются по степени редукции гран в хлоропластах, а клетки обкладки — по структуре митохондрий: в крупных митохондриях *C. caput-medusae* кристы только трубчатые, у солянок среди трубчатых располагаются и пластинчатые, иногда соединяющиеся в своеобразные «граны».

Коронарно-сведоидный тип

Встречается в вальковатых суккулентных листьях (рис. 4). Клетки обкладки и мезофилла расположены в два слоя, непрерывные по периферии листа. Мезофилл сложен более рыхло, чем в листе центрического типа. Сеть проводящих пучков погружена в водоносную паренхиму. Прямой контакт с обкладкой имеют только крайние проводящие пучки.

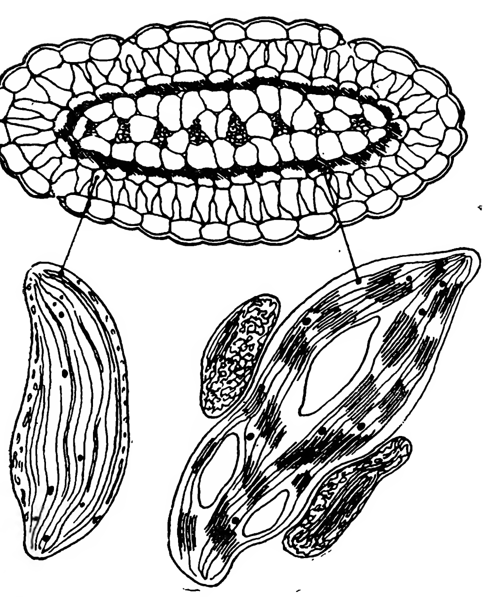


Рис. 4. Двудольные растения. Коронарно-сведоидный тип анатомии.

Редукция гран в хлоропластах мезофилла и гипертрофия хондриома в клетках обкладки (*Suaeda arcuata*).

Chenopodiaceae: *Suaeda altissima* (1), *S. arcuata* (4), *S. australis* (1), *S. corniculata* (5), *S. crassifolia* (3), *S. depressa* (1), *S. microphylla* (2), *S. nigra* (1), *S. prostrata* (5).

Источники: 1 — Carolin e. a., 1975; 2 — Вознесенская, 1976б; 3 — Биль и др., 1983; 4 — Гамалей, 1985; 5 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. В хлоропластах мезофилла граны редуцированы (см. рис. 4). Хлоропласты обкладки имеют хорошо развитые граны. Митохондрии в обкладке крупные, с трубчатыми и пластинчатыми кристами (рис. 4). Микротела тоже крупные, иногда с уплотнением в центре. В мезофилле содержание митохондрий и микротел низкое. Утолщение оболочек клеток обкладки незначительное, без явно выраженных пор, плазмодесмы распределены диффузно. Клетки обкладки имеют крупную вакуоль, органеллы смещены центростремительно. По ультраструктурным признакам этот тип сходен с подтипами Б вышеописанных типов.

Однодольные растения

Среди однодольных растений виды с кранц-анатомией и C_4-фотосинтезом встречаются только в двух семействах: *Cyperaceae* и *Poaceae*. В каждом из них анатомические типы листа имеют таксономическую специфику, поэтому в отличие от двудольных исторически сложился таксономический принцип классификации типов кранц-анатомии листа (Rikli, 1895; Авдулов, 1931; Prat, 1936; Stebbins, 1956; Brown W., 1958). Наименования типов отражают названия тех таксонов, в которых они распространены или для которых они наиболее характерны.

Cyperaceae

Циперoидный тип

Cyperus bifax (2), *C. bowmanii* (2), *C. brevifolius* (2), *C. castaneus* (2), *C. conicus* (2), *C. fulvus* (2), *C.* aff. *gilesii* (2), *C. holoschoenus* (2), *C. iria* (2), *C. ixiocarpus* (2), *C. leiocaulon* (2), *C. macrostachyos* (2), *C. natalensis* (1), *C. nervulosus* (2), *C. papyrus* (4), *C. polystachyos* (2), *C. pygmaeus* (2), *C.* aff. *sexflorus* (2), *C. textilis* (4), *C. victoriensis* (2), *Kyllinga colorata* (3), *K. elatior* (3), *Pycreus ferrugineus* (3).

Источники: 1 — Добычина, 1972; 2 — Carolin e. a., 1977; 3 — Gilliland, Gordon-Gray, 1978; 4 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. Проводящие пучки в листе окружены двумя обкладками, из которых внутренняя хлоренхимная, а наружная местомная (рис. 5, *а*). Мезофилл располагается радиально вокруг последней и не имеет контакта с хлоренхимной обкладкой.

Клетки мезофилла содержат удлиненные хлоропласты с мощной гранальной системой и мелкими крахмальными зернами в плотной строме (см. рис. 5). Граны могут состоять из 50 и более тилакоидов. Периферический ретикулум развит слабо. Клетки местомной обкладки имеют сильно утолщенные оболочки, их толщина видоспецифична. Под срединной пластинкой выявляется четкий слой суберина, а в области плазмодесм субериновая пластинка многослойная. Оболочки клеток хлоренхимной обкладки тоже утолщенные, с плазмодесмами

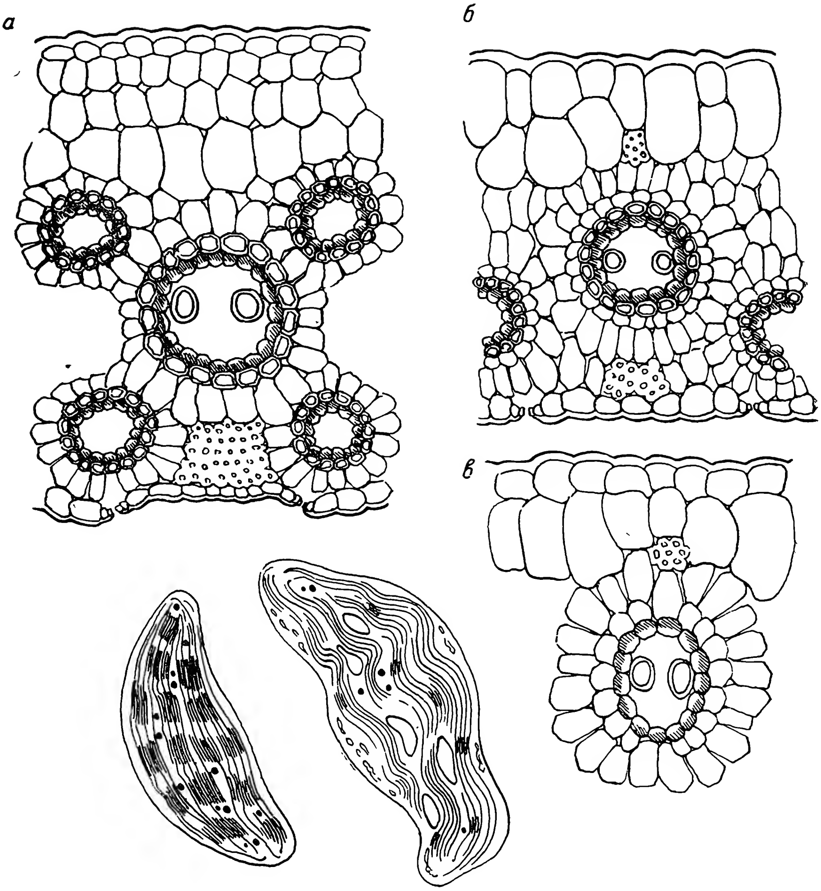


Рис. 5. *Cyperaceae.* Типы кранц-анатомии листа.

а — циперoидный, с внутренней хлоренхимной и наружной местомной обкладками (*Cyperus papyrus*). *б* — фимбристилоидный, с тремя обкладками: внутренней хлоренхимной, центральной толстостенной местомной и наружной тонкостенной паренхимной (*Fimbristylis dichotoma*). *в* — ринхоспороидный с двумя обкладками: внутренней хлоренхимной и наружной неполной тонкостенной паренхимной (*Rhynchospora rubra*). Для всех типов характерны гранальные хлоропласты в клетках мезофилла (*левая часть* рисунка) и агранальные в клетках хлоренхимной обкладки (*правая часть*).

в порах на границе с местомной обкладкой. Иногда в оболочке за срединной пластинкой следует более плотная осмиофильная зона. Хлоропласты крупные, 1—2 на срезе клетки, округлые, содержащие много крахмала и смещенные центробежно. Строма плотная, тилакоиды в основном одиночные, часто закрученные петлями (рис. 5). Периферический ретикулум развит слабо. Митохондрии в клетках хлоренхимной обкладки, так же как и в мезофилле, мелкие, одиночные, с нерегулярными кристами.

Вариации. У *Cyperus textilis* в хлоропластах обкладки преобладают сдвоенные тилакоиды, а изредка встречаются и крупные граны — до 12 тилакоидов. Для хлоропластов обкладки *C. victoriensis* характерен интенсивно развитый периферический ретикулум из нескольких рядов гантелевидных ламелл.

Фимбристилоидный тип

Fimbristylis dichotoma (2), *F. littoralis* (1), *F. ovata* (1), *F. tetragona* (1), *F. velata* (1).

Источники: 1 — Carolin e. a., 1977; 2 — Gilliland, Gordon-Gray, 1978.

Проводящие пучки в листе окружены тремя обкладками, из которых внутренняя хлоренхимная, центральная местомная, а наружная тонкостенная паренхимная (рис. 5, *б*). Мезофилл располагается радиально.

Клетки мезофилла и местомной обкладки имеют такую же структуру, какая описана для вышеприведенного типа (рис. 5). Клетки хлоренхимной обкладки содержат тоже агранальные хлоропласты, но мелкие и очень короткие граны встречаются чаще, чем у ципероидного типа. Периферический ретикулум представлен 2—4 рядами ламелл, идущих вокруг всего хлоропласта. Митохондрии мелкие, редкие, с нерегулярными кристами. Микротела очень редки.

Ринхоспороидный тип

Rhynchospora rubra.

Источник: Gilliland, Gordon-Gray, 1978.

Проводящие пучки в листе имеют две обкладки, из которых внутренняя хлоренхимная, а наружная неполная тонкостенная паренхимная, трудно отличимая от мезофилла (рис. 5, *в*). Клетки мезофилла располагаются радиально.

Хлоропласты мезофилла и наружной обкладки имеют довольно крупные граны (рис. 5). Клетки хлоренхимной обкладки содержат многочисленные центробежно смещенные агранальные хлоропласты, накапливающие крахмал. На ранних стадиях в этих хлоропластах есть рудиментарные граны, которые исчезают на более зрелой стадии развития.

Poaceae

C_4-злаки имеют сходную коронарную структуру листа, при которой проводящие пучки окружены хлоренхимной обкладкой и радиально к ним расположенными клетками палисадного мезофилла. У многих из них кроме хлоренхимной есть внутренняя местомная обкладка. По ультраструктурным признакам выделяются три типа.

Паникоидный тип

Paniceae[1]: *Anthephora cristata* (16), *A. pubescens* (16), *Axonopus affinis* (14), *Cenchrus ciliaris* (14), *C. pauciflorus* (17), *Digitaria diffusa* (14), *D. parviflora* (14), *D. sanguinalis* (10, 12, 14, 22), *Echinochloa colonum* (5, 17), *E. crusgalli* (14, 17, 25), *Panicum antidotale* (17), *P. bulbosum* (11, 22), *P. lanipes* (17), *P. macrophyllum* (17), *P. obsetum* (14), *P. prionitis* (23), *P. simile* (14), *Paspalidium gaussum* (14), *P. jubiflorum* (14), *Paspalum dilatatum* (14, 18), *P. notatum* (12, 17), *P. pubiflorum* (16), *Pennisetum orientale* (14), *P. pedicellatum* (26), *P. purpureum* (19), *P. typhoides* (19), *Rhynchelytrum repens* (14). *Setaria geniculata* (14), *S. faberii* (17), *S. italica* (17), *S. lutescens* (12), *S. verticillata* (17), *S. viridis* (10, 22, 27), *Spinifex hirsutus* (14, 22), *S. squarrosus* (21), *Stenotaphrum secundatum* (14); ***Arundinelleae:*** *Arundinella hirta* (15), *A. nepalensis* (14, 22); ***Arundineae:*** *Eriachne mucronata* (14); ***Andropogoneae:*** *Andropogon gerardii* (17), *A. saccharoides* (11, 16), *A. scoparius* (12), *Botriochloa macra* (22), *Coix lachryma* (14), *Cymbopogon refractus* (14), *Dichantium sericeum* (14), *Eremochloa ophiuroides* (11, 14), *Erianthus ravennae* (14), *Euchlaena mexicana* (4, 11), *Eulalia fulva* (14), *Hemarthria uncinata* (14), *Heteropogon contortus* (14, 22), *Hyperrhenia variabilis* (14), *Imperata cylindrica* (14), *Miscanthus sacchariflorus* (5), *M. sinensis* (14), *Saccharum officinarum* (2, 4—7), *S. robustum* (5), *S. sinensis* (5), *S. spontaneum* (5), *Sorghum bicolor* (3, 12, 17), *S. leiocladum* (14), *S. sudanense* (3, 9), *Sorghastrum nutans* (11, 17), *Themeda australis* (14), *Tripsacum dactyloides* (14), *Vetiveria filipes* (14), *Zea mays* (1, 8, 13, 20); ***Aristideae:*** *Aristida adscensionis* (3), *A. biglandulosa* (22), *A. browniana* (14), *A. hamulosa* (16), *A. heymanii* (27), *A. purpurea* (17), *A. ramosa* (14), *Stipagrostis karelinii* (24, 25), *S. pennata* (24).

Источники: 1 — Hodge e. a., 1955; 2 — Laetsch e. a., 1966; 3 — Bisalputra e. a., 1969; 4 5, 6 — Laetsch, 1969, 1971, 1974; 7 — Laetsch, Price, 1969; 8 — Добычина, 1970; 9 — Downton e. a., 1970; 10— Black, Mollenchauer, 1971; 11 — Downton, 1971; 12 — Brown R., Gracen, 1972; 13 — Brangeon, 1973; 14 — Carolin e. a., 1973; 15 — Crookston, Moss, 1973; 16 — Johnson, Brown, 1973; 17 — Gutierrez e. a., 1974; 18 — Forde e. a., 1975; 19 — Hatch e. a., 1975;

---

[1] Деление на трибы дано по Н. Н. Цвелеву (неопубликованные данные).

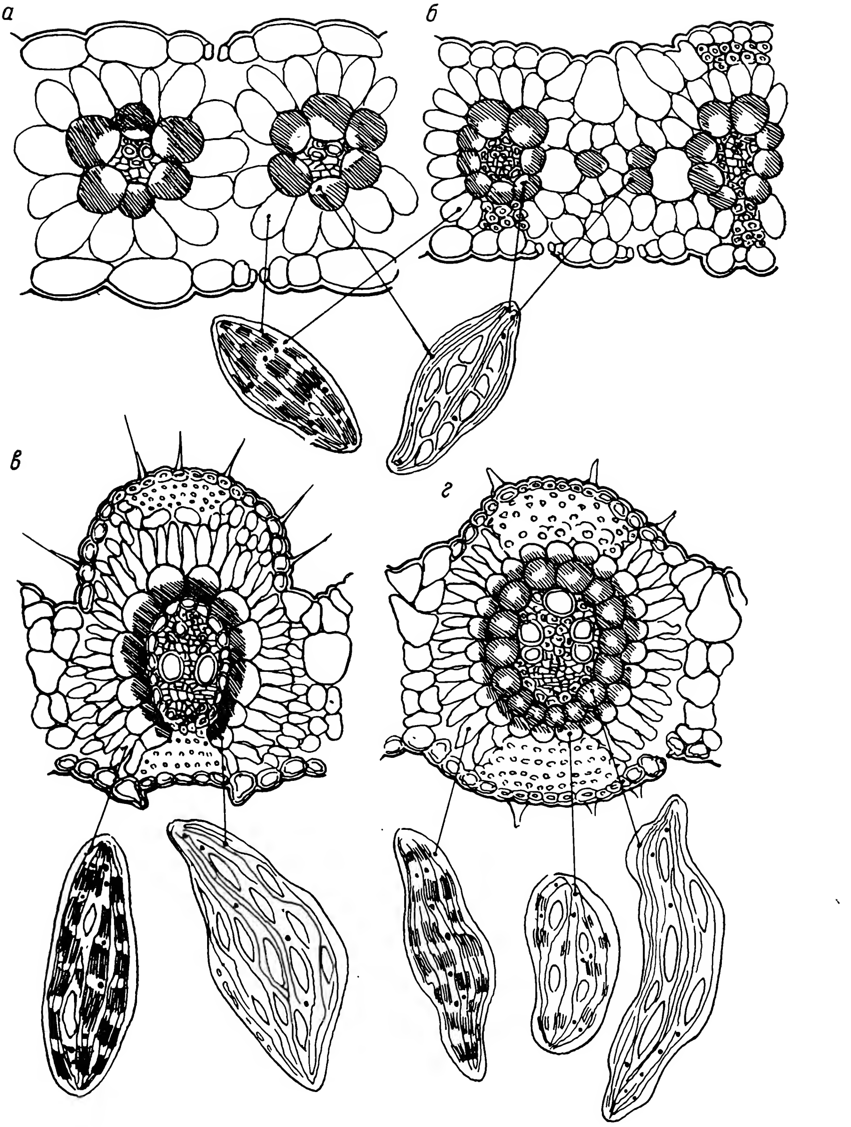


Рис. 6. *Poaceae*. Паникоидный тип анатомии, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах обкладки и центробежным смещением органелл.

а — *Echinochloa crusgalli*; *б* — *Arundinella hirta*, имеющая внепучковые обкладочные клетки; *в* — *Stipagrostis karelinii* с внутренней местомной и наружной хлоренхимной обкладками; *г* — *Aristida adscensionis* с двумя хлоренхимными обкладками.

20 — Kirchanski, 1975; 21 — Das, Raghavendra, 1977; 22 — Hattersley, Browning, 1981; 23 — Brown R. e. a., 1983; 24 — Вознесенская, 1984; 25 — Гамалей, 1985; 26 — Varshneya e. a., 1985; 27 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. Клетки мезофилла содержат хлоропласты с крупными гранами и значительным количеством крахмала (рис. 6). Периферический ретикулум представлен одним-двумя слоями пузырьков. Митохондрии и микротела мелкие и немногочисленные. Клетки обкладки имеют утолщенные оболочки. Во внешней тангентальной и частично в радиальных стенках отчетливо видна субериновая пластинка, расширяющаяся в области плазмодесм. Плазмодесмы имеют шейку в месте прохождения через субериновую пластинку. Хлоропласты более крупные, чем в мезофилле, смещены центробежно. В тилакоидной системе доминируют одиночные тилакоиды (рис. 6, *а*), кроме них встречаются участки сдвоенных, строенных тилакоидов, мелкие граны. Хлоропласты накапливают крахмал. Периферический ретикулум практически не развит. Митохондрии и микротела такие же, как в мезофилле.

Вариации. У злаков этого типа есть различия по степени редукции гран в хлоропластах обкладки: виды трибы *Andropogoneae* имеют практически агранальные хлоропласты, у многих видов трибы *Paniceae* развиваются многочисленные мелкие граны, а у *Panicum obseptum* и *Rhynchelytrum repens* граны довольно крупные.

У представителей родов *Achlaena*, *Anthephora*, *Arthropogon*, *Arundinella* и *Garnotia* в мезофилле между пучками найдены клетки, аналогичные клеткам хлоренхимной обкладки (Tateoka, 1956a, b, 1958, 1963; Renvoize, 1982a, b). По-видимому, наличие таких клеток, не связанных с пучками, является результатом редукции части проводящих пучков. Редукция флоэмы или ксилемы в мелких жилках у некоторых представителей родов *Arundinella* и *Trichopterix* показывает промежуточные этапы этого процесса. Ультраструктура внепучковых клеток изучена у *Anthephora cristata*, *A. pubescens* и *Arundinella hirta*. В отличие от клеток обкладки у этих клеток оболочки более тонкие, без плазмодесм, а структура органелл такая же (рис. 6, *б*).

У *Panicum prionitis* крупные проводящие пучки имеют две обкладки: внутренняя обкладка хлоренхимная, а наружная тонкостенная паренхимная, практически лишенная органелл. Мелкие жилки у этого вида окружены только одной хлоренхимной обкладкой, аналогичной внутренней в крупных жилках. Хлоропласты хлоренхимной обкладки смещены центростремительно и имеют редкие крупные граны среди одиночных тилакоидов.

Наличие двух хлоренхимных обкладок является отличительной чертой рода *Aristida* (рис. 6, *г*). Клетки наружной обкладки мельче, чем внутренней, хлоропласты в ней крупные (1—3 на срез клетки), смещены центростремительно. Граны развиты слабее, чем в хлоропластах мезофилла. Клетки внутренней обкладки обладают более толстыми оболочками, чем клетки наружной. Хлоропласты крупнее, чем в мезофилле, смещены центробежно и имеют одиночные извитые тилакоиды наряду с редкими мелкими гранами. Периферический ретикулум в хлоропластах обеих обкладок развит слабо, но в хлоропластах внутренней обкладки иногда могут образовываться локальные скопления его элементов. Митохондрии и микротела редкие и мелкие в обеих обкладках. Carolin с соавторами (1973) отметили наличие еще и местомной обкладки у исследованных ими видов *Aristida*. У *A. browniana* и *A. ramosa* они же нашли более интенсивное развитие гран в хлоропластах внутренней обкладки.

Для представителей рода *Stipagrostis* отличительным признаком является хорошо развитая местомная обкладка (рис. 6, *в*). У видов этого рода в клетках хлоренхимной обкладки хлоропласты смещены центростремительно, тилакоидная система состоит из одиночных или сдвоенных тилакоидов. Хлоропласты как обкладки, так и мезофилла содержат белковые кристаллы. По наличию местомной обкладки в проводящих пучках эти растения сходны с представителями эрагростоидного типа, а по положению органелл в обкладке — с *Panicum prionitis*.

У многих злаков этого типа в оболочках клеток обкладки есть субериновая пластинка, но ее наличие и степень развития относятся к числу очень варьирующих признаков. У *Botriochloa macra* и *Spinifex hirsutus* она встречается только в некоторых клетках. У *Zea mays* небольшие субериновые пластинки могут быть лишь в области плазмодесм; в крупных жилках в клетках обкладки, расположенных напротив флоэмы или ксилемы, субериновая пластинка может быть прерывистой. У *Arundinella nepalensis* внепучковые клетки имеют непрерывную субериновую пластинку, а клетки обкладки — разорванную на радиальных стенках. У *Digitaria sanguinalis*, *Heteropogon contortus*, *Panicum bulbosum*, *Setaria italica*, видов родов *Stipagrostis* и *Aristida* ее нет вообще, даже в области плазмодесм.

Эрагростоидный тип

Cynodontheae: *Aeluropus littoralis* (12), *A. micrantherus* (11), *Astrebla lappacea* (9), *Bouteloa gracilis* (6, 9), *Buchloë dactyloides* (6, 9), *Chloris distichophylla* (4, 6), *Cleistogenes squarrosa* (12), *C. songorica* (11), *Cynodon arcuatus* (7), *C. dactylon* (2, 3, 5, 11), *Dactylostenium radulans* (5), *Eleusine coracana* (9), *E. indica* (5, 6), *Enneapogon borealis* (11), *E. nigricans* (5), *Eragrostis brownii* (5), *E. cilianensis* (1, 6), *E. curvula* (1, 7), *E. intermedia* (3), *E. minor* (1, 2, 12), *E. parviflora* (5), *E. poaeoides* (5), *E. tenuifolia* (5), *Leptochloa digitata* (5), *L. dubia* (1, 2), *L. monostachya* (4), *Muhlenbergia montana* (9), *Pappophorum bicolor* (3), *Sporobolus airoides* (6), *S. cryptandrus* (1, 6), *S. rigens* (8), *Tragus australianus* (5); *Zoysia macrantha* (5), *Z. tenuifolia* (5); ***Arundineae:*** *Triraphis mollis* (5); ***Paniceae:*** *Panicum bergii* (4), *P. cappillare* (3, 4), *P. coloratum* (9), *P. cymbiforme* (4), *P. decompositum* (9), *P. effusum* (9), *P. halli* (6), *P. calabarense* (9), *P. lanipes* (9, 10), *P. makarikariense* (6), *P. miliaceum* (3, 4, 7), *P. simile* (9), *P. stapfianum* (6, 9, 10), *P. turgidum* (4).

Источники: 1 — Brown W., 1960; 2 — Black, Mollenhauer, 1971; 3 — Downton, 1971; 4 — Brown R., Gracen, 1972; 5 — Carolin e. a., 1973; 6 — Gutierrez e. a., 1974; 7 — Hatch e. a., 1975; 8 — Böcher, Olesen, 1978; 9 — Hattersley, Browning, 1981; 10 — Ohsugi e. a., 1982; 11 — Гамалей, 1985; 12 — неопубликованные данные авторов.

Общие признаки. Хлоропласты в клетках обкладки смещены центростремительно и имеют хорошо развитые граны (рис. 7, *а*, *б*). В мезофилле граны редуцированы, преобладают одиночные тилакоиды. Периферический ретикулум несколько сильнее развит в хлоропластах мезофилла. Митохондрии в обкладке крупные, многочисленные, с трубчатыми и пластинчатыми кристами; микротела тоже крупные и встречаются в большом числе. Оболочки клеток обкладки утолщены, но субериновой пластинки в них, как правило, нет, либо она есть только в нескольких клетках обкладки, граничащих со склеренхимой и не содержащих хлоропластов.

Большинство растений этого типа, кроме хлоренхимной, имеет местомную обкладку.

Вариации. У *Panicum bergii* в оболочках клеток обкладки есть субериновая пластинка. У *Muhlenbergia montana* субериновая пластинка отмечена в бесцветных клетках, расположенных на границе со склеренхимой. У *Dactylostenium radulans*, *Eleusine indica*, *Eragrostis brownii* редукция гран в хлоропластах не выражена. У видов рода *Sporobolus* отмечены отклонения от радиальной анатомии.

Промежуточный ультраструктурный тип

Paniceae: *Alloteropsis semialata* (9, 10), *Brachiaria foliosa* (9), *Eriochloa australiensis* (9), *Panicum maximum* (1, 4, 7, 9), *P. molle* (6), *P. texanum* (4), *Urochloa panicoides* (6); ***Cynodontheae:*** *Bouteloa curtipendula* (2), *Chloris cucullata* (6), *C. gayana* (1, 3, 7, 9), *Muhlenbergia schreberi* (1, 2), *Sporobolus elongatus* (5), *S. fimbriatus* (7), *S. poiretti* (6), *S. virginicus* (5), *Zoysia japonica* (6); ***Arundineae:*** *Triodia irritans* (5, 8), *T. pungens* (5).

Источники: 1 — Downton, 1971; 2 — Laetsch, 1971; 3 — Woo e. a., 1971; 4 — Brown R., Gracen, 1972; 5 — Carolin e. a., 1973; 6 — Gutierrez e. a., 1974; 7 — Hatch e. a., 1975; 8 — Craig, Goodchild, 1977; 9 — Hattersley, Browning, 1981; 10 — Frean e. a., 1983.

Общие признаки. Хлоропласты обкладки, как у вышеописанного типа, гранальные, митохондрии крупные и многочисленные, но органеллы в клетках обкладки смещены центробежно (рис. 8, *а*, *б*). Субериновая пластинка в оболочках клеток обкладки, как правило, имеется в наружной тангентальной стенке и продолжается до середины радиальных стенок. Плазмодесмы между соседними клетками обкладки, а также между клетками обкладки и мезофилла имеют шейку в месте прохождения через субериновую пластинку. Кроме хлоренхимной обкладки у этой группы видов, как правило, есть местомная обкладка.

Вариации. У представителей родов *Triodia* и *Sporobolus* мезофилл организован в виде отдельных тяжей: у *Sporobolus elongatus* они находятся между проводящими пучками, у *Triodia irritans* и некоторых других видов примыкают к устьичным криптам. На верхней или нижней сторонах пучка хлоренхимная обкладка разорвана, и ее продолжения из 2—5 клеток проходят вдоль

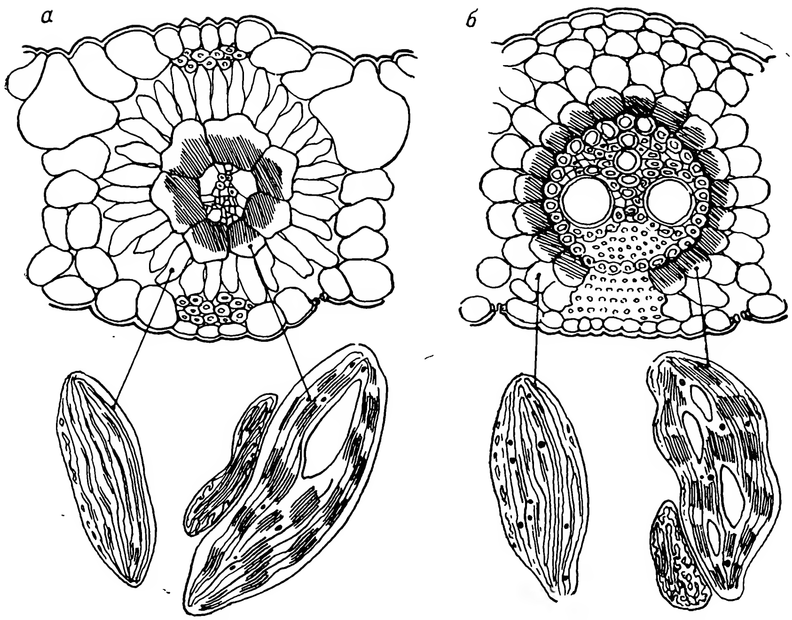


Рис. 7. *Poaceae*. Эрагростоидный тип анатомии, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах мезофилла.

В обкладке гранальные хлоропласты и гипертрофированный хондриом; органеллы смещены центростремительно: *а* — *Enneapogon borealis*; *б* — *Panicum decompositum*.

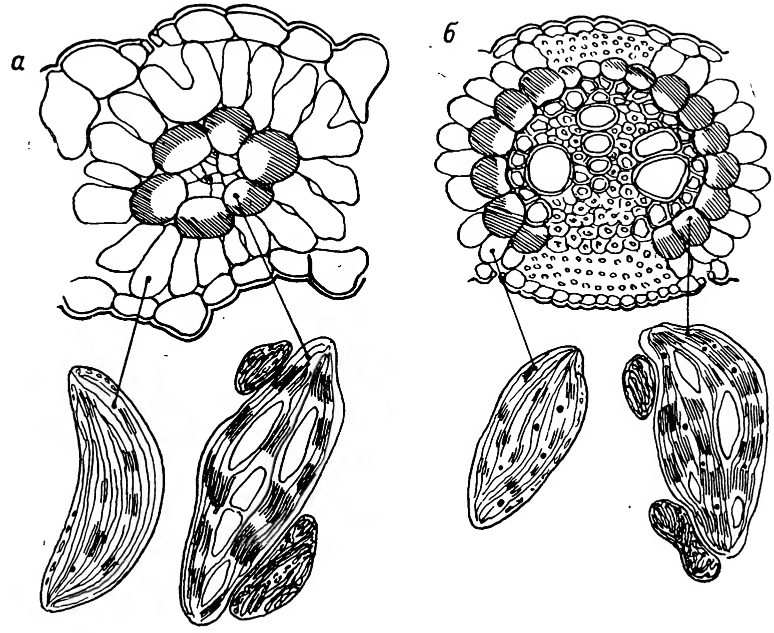


Рис. 8. *Poaceae*. Промежуточный тип, характеризующийся редукцией гран в хлоропластах мезофилла.

В обкладке гранальные хлоропласты и гипертрофированный хондриом; органеллы смещены центробежно: *а* — *Chloris gayana*, *б* — *Panicum maximum*.

островков мезофилла и заканчиваются прямо под эпидермой. Клетки мезофилла не ориентированы радиально по отношению к пучку и обкладке и имеют лопастную форму. Связь мезофилла с проводящими тканями осуществляется через продолжения обкладок. Структура органелл в клетках продолжений обкладки такая же, как в самой обкладке. Размеры хлоропластов в обкладке у *Triodia* в 2 раза превышают размеры хлоропластов мезофилла, у *Sporobolus* они, наоборот, гораздо мельче, чем в мезофилле. У *Triodia* суберииновая пластинка в оболочках клеток обкладки отсутствует; у *Sporobolus elongatus* субериновая пластинка есть в продолжениях обкладки, граничащих только с клетками мезофилла и склеренхимой, но она прерывается между соседними клетками обкладки.

У *Alloteropsis semialata* в крупных жилках две обкладки — внутренняя хлоренхимная и наружная из бесцветных, почти лишенных органелл клеток. Клетки хлоренхимной обкладки имеют утолщенные оболочки с субериновой пластинкой, непрерывной во внешней тангентальной стенке и половине радиальных, и дискретной во внутренней тангентальной стенке. В наружной обкладке субериновой пластинки нет. Мелкие жилки окружены только одной хлоренхимной обкладкой.

Обсуждение

Среди анатомических признаков кранц-структуры обращает на себя внимание разнообразие числа и типов обкладок проводящих пучков у разных таксономических групп C_4-растений. В связи с этим для всех групп актуален вопрос об их происхождении. Детальные онтогенетические исследования выполнены на сравнительно небольшом числе объектов. По мнению К. Эсау (1969), у большинства двудольных хлоренхимная обкладка является частью основной паренхимы листа. У злаков кранц-структура складывается по-разному. У видов, относящихся к паникоидному типу, отличающемуся отсутствием местомной обкладки (*Panicum bulbosum*, *Cymbopogon procerus*, *Digitaria brownii*: Dengler e. a., 1985), хлоренхимная обкладка образуется из прокамбия и, по-видимому, гомологична местомной обкладке видов, относящихся к эрагростоидному типу, и C_3-злаков. Это дополнительно подтверждается и наличием в ней субериновой пластинки (O'Brien, Carr, 1970; Brown W., 1975; Hattersley, Browning, 1981). У видов, относящихся к эрагростоидному и промежуточному типам, хлоренхимная обкладка образуется из основной паренхимы, а местомная — из прокамбия (Dengler e. a., 1985). В связи с наличием местомной обкладки у этой группы растений отсутствует субериновая пластинка в оболочке клеток хлоренхимной обкладки. Исключение составляют некоторые виды, относящиеся к промежуточному типу, имеющие субериновую пластинку в клетках обеих обкладок. У видов рода *Aristida* с двумя хлоренхимными обкладками прокамбий дает начало внутренней из них, а основная паренхима — внешней (*A. biglandulosa*: Dengler e. a., 1985). Аналогичное происхождение двух паренхимных обкладок предполагается у *Panicum prionitis* (Brown R. e. a., 1983). Таким образом, у злаков хлоренхимная обкладка может возникать как из прокамбия (паникоидные злаки, виды родов *Aristida*, *Panicum prionitis*), так и из основной паренхимы (большинство эрагростоидных злаков). Наличие местомной обкладки у них может быть диагностическим признаком основного происхождения хлоренхимной обкладки.

Не менее сложно складывается кранц-структура у представителей сем. *Cyperaceae*; у видов рода *Cyperus* местомная обкладка находится снаружи от хлоренхимной; у видов рода *Fimbristylis*, последовательно удаляясь от пучка, располагаются хлоренхимная, местомная и паренхимная обкладки; у видов рода *Rhynchospora* внутренняя обкладка хлоренхимная, а наружная — паренхимная, сходная с мезофиллом. Carolin с соавторами (1977) считают, что наружная обкладка у видов рода *Fimbristylis* не является истинной, поскольку клетки разделены большими межклетниками и содержат хлоропласты, сходные с хлоропластами мезофилла. Скорее это внутренний слой двурядного мезофилла. Циперoидная кранц-структура могла возникнуть из фимбристилоидной путем элиминации этого слоя (Brown W., 1975). В циперoидном и фимбристилоидном типах хлоренхимная обкладка, вероятно, имеет прокамбиальное происхождение (Laetsch, 1969; Brown W., 1975; Carolin e. a., 1977), в ринхоспороидном — основное, так же как местомная в ципероидном (Brown W., 1975).

Наличие или отсутствие местомной обкладки, ее положение относительно хлоренхимной обкладки, по-видимому, не имеют существенного значения для протекания C_4-фотосинтеза. Независимо от происхождения и положения роль этой обкладки скорее всего чисто механическая. Использование данного признака для классификации C_4-растений, вероятно, нецелесообразно.

Попытки классификации C_4-растений только по анатомическим признакам приводят к выделению большого числа групп даже в пределах отдельных семейств и триб. Привлечение ультраструктурных признаков для этой цели дает более конструктивные результаты. Подавляющее большинство C_4-растений независимо от принадлежности к семействам и даже классам распадается на две большие группы, соответствующие подтипам А и Б в приведенной выше классификации. Их отличительными признаками являются: для подтипов А — экзогранальная кранц-структура с более развитыми гранами в хлоропластах мезофилла, внешнего слоя короны; для подтипов Б — эндогранальная кранц-структура с более развитыми гранами в хлоропластах обкладки, внутреннего слоя короны. Дополнительный диагностический признак подтипа Б — гипертрофия хондриома в обкладке и специфическая, пластинчатая или трубчатая, структура крист митохондрий. Структурная инверсия клеток мезофилла и обкладки в этих группах проявляется только по признаку гранальности хлоропластов. Смещение органелл в клетках обкладки у двудольных, обычно, центростремительное, у злаков паникоидного типа — центробежное, эрагростоидного — центростремительное. Значение этого признака не вполне ясно. Большой парциальный объем органелл и низкая вакуолизация в клетках обкладки свойственны обоим типам. Соотношение величины хлоропластов в клетках мезофилла и обкладки неоднозначно в разных типах.

Распределение реакций C_4-фотосинтеза между клетками мезофилла и обкладки у растений, относящихся к этим двум типам, также во многом сходное. Но есть и существенные различия. Деление C_4-растений по ультраструктурным признакам довольно хорошо коррелирует с их делением по ряду биохимических тестов (Downton, 1971; Gutierrez e. a., 1974; Hatch e. a., 1975; Гамалей, Вознесенская, 1986). Экзогранальный вариант кранц-структуры с редуцированными гранами в хлоропластах обкладки сочетается с преобладанием малата в первичных продуктах кратковременного фотосинтеза и участием НАДФ-малик энзима в качестве дикарбоксилирующего малат фермента (НАДФ-МЭ биохимический тип). Эндогранальный вариант с гранальными хлоропластами и крупными специализированными митохондриями в обкладке коррелирует с доминированием аспартата в первичных продуктах фотосинтеза и декарбоксилированием производного от аспартата оксалацетата НАД-МЭ, локализованным, по всей вероятности, в митохондриях (НАД-МЭ биохимический тип).

Растения, не укладывающиеся в эту классификацию (их сравнительно немного), по сочетанию ультраструктурных и биохимических признаков обычно занимают промежуточную позицию. Например, группа злаков со слабой редукцией гран в хлоропластах мезофилла, центробежным смещением органелл и ФЕП-карбоксикиназой в качестве основного декарбоксилирующего фермента (ФЕП-КК биохимический тип) оценивается как стоящая ближе ко второй группе с хорошо выраженной редукцией гран в хлоропластах мезофилла и НАД-МЭ биохимическим типом (Huber, Sankhla, 1976; Hattersley, Browning, 1981). Наличие промежуточных типов, вариаций и исключений не ставит под сомнение основной принцип структурной диагностики C_4-растений: кранц-анатомия с дифференциацией хлоренхимы на 2 типа клеток является надежным показателем C_4-фотосинтеза, экзогранальный ее ультраструктурный вариант — признак смещения фотосинтетических реакций по малатному пути, эндогранальный — по аспартатному.

Анализ встречаемости C_4-видов среди покрытосеменных растений свидетельствует о независимом возникновении C_4-синдрома во многих продвинутых группах однодольных и двудольных. Большинство авторов склонны предполагать полифилетическое происхождение САМ и C_4-растений от C_3-предков, некоторые из них рассматривают САМ-синдром как промежуточное звено в эволюции C_4-синдрома (Evans, 1971; Purohit, Tregunna, 1974; Kluge, 1976). Далее должен ставиться вопрос о филогенетических взаимоотношениях разных типов C_4-синдрома. По мнению W. Downton (1971), редукция гран в хлоропластах обкладки (экзогранальный вариант) является показателем эволюционной продвинутости видов. В сем. *Chenopodiaceae* многие молодые виды трибы *Salsoleae* имеют редуцированные граны в хлоропластах обкладки, т. е. относятся к экзогранальному структурному типу и НАДФ-МЭ биохимическому типу. У злаков в продвинутых трибах *Paniceae* и *Andropogoneae* также преобладают виды с экзогранальной кранц-структурой и НАДФ-МЭ биохимическим типом. С другой стороны, растения с ярко выраженным противоположным, эндогранальным вариантом кранц-структуры и НАД-МЭ биохимическим типом тоже относятся к числу продвинутых в своих таксономических группах: у маревых это кранц-виды рода *Atriplex* в трибе *Atripliceae*, кранц-виды рода *Suaeda* в *Suaedeae*, некоторые солянки, у злаков — виды из трибы *Cynodontheae*. По-видимому, для этих двух типов C_4-синдрома тоже логичнее предполагать независимое происхождение от C_3-предков и оценивать их как более или менее одинаково продвинутые в разных направлениях. Одновременная встречаемость обоих во многих семействах и даже родах однодольных и двудольных свидетельствует в пользу теории параллелизма структурно-функциональной эволюции. Явная экологическая зависимость и сравнительно высокая мобильность всех признаков C_4-синдрома даже в онтогенезе, показанные на материале представителей разных таксонов, и молодых, и устоявшихся, заставляют относиться к филогенетическим построениям на материале C_4-растений с большой осторожностью. Более подробному обсуждению этих вопросов посвящена специальная статья (Гамалей, Вознесенская, 1986).

Авторы выражают признательность Т. А. Глаголевой, А. Т. Мокроносову, М. Ф. Даниловой, А. Е. Васильеву, Н. Н. Цвелеву, В. И. Грубову за консультации при подготовке статьи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. Карио-систематическое исследование семейства злаков. — Приложение 44 к «Тр. по прикл. бот. ген. и сел.», 1931. 428 с. — *Биль К. Я., Любимов В. Ю., Трусов М. Ф.* и др. Участие трех типов автотрофных тканей в суточной динамике ассимиляции CO_2 у некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae.* — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 54—61. — *Вознесенская Е. В.* Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae.* I. — Бот. журн., 1976а, т. 61, № 3, с. 342—351. — *Вознесенская Е. В.* Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae.* II. — Бот. журн., 1976б, т. 61, № 11, с. 1546—1557. — *Вознесенская Е. В.* Ультраструктура хлоренхимы листа *Stipagrostis karelinii* и *Stipagrostis pennata* (*Poaceae*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 9, с. 1195—1198. — *Гамалей Ю. В.* Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы.— Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1302—1314. — *Гамалей Ю. В., Вознесенская Е. В.* Структурно-биохимические типы C_4-растений. — Физиол. раст., 1986, т. 33, вып. 4, с. 834—850. — *Добычина Э. Г.* Паренхимные обкладки проводящих пучков в листьях некоторых видов злаков (ультраструктура). — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 253—262. — *Добычина Э. Г.* Ультраструктура клеток паренхимной обкладки проводящих пучков *Cyperus natalensis* Hochst. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 7, с. 809—812.— *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.— *Appiano A., D'Agostino G., PennacioS.* Development of dimorphic chloroplasts in a C_4 dicotyledon, *Gomphrena globosa* L., in relation to plastochron age.— J. Submicrosc. Cytol., 1979, vol. 11, N 4, p. 479—488. — *Bisalputra T., Downton W. J. S., Tregunna E. B.* The distribution and ultrastructure of chloroplasts in leaves differing in photosynthetic carbon metabolism. I. Wheat, *Sorghum*, and *Aristida* (*Gramineae*). — Can. J. Bot., 1969, vol. 47, N 1, p. 15—21. — *Black C. C., Mollenhauer H. H.* Structure and distribution of chloroplastes and other organelles in leaves with various rates of photosynthesis. — Plant Physiol., 1971, vol. 47, N 1, p. 15—23.— *Böcher T. W., Olesen P.* Structural and ecophysiological pattern in xerohalophytic C_4 grass, *Sporobolus rigens* (Tr.) Desv. — Biol. Skr. Kon. Dansk Vid. Selsk., 1978, vol. 22, N 3, p. 1—48.— *Brangeon J.* Compared ontogeny of the two types of chloroplastes of *Zea mays.* — J. Microscopie, 1973, vol. 16, N 2, p. 233—242. — *Brown R. H., Bouton J. H., Rigsby L., Rigler M.* Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways. VIII. Ultrastructural characteristics of *Panicum* species in the Laxa groop. — Plant Physiol., 1983, vol. 71, N 2, p. 425—431. — *Brown R. H., Gracen V. E.* Distribution of the post-illumination CO_2 burst among grasses. — Crop Sci., 1972, vol. 12, N 1, p. 30—33. — *Brown W. V.* Leaf anatomy in grass systematics. — Bot. Gaz., 1958, vol. 119, N 3, p. 170—178. — *Brown W. V.* A cytological difference between the *Eupanicoideae* and the *Chloridoideae* (*Gramineae*). — The Southwest. Natur., 1960, vol. 5, N 1, p. 7—11. — *Brown W. V.* Variations in anatomy, associations, and origins of Kranz tissue. — Amer. J. Bot., 1975, vol. 62, N 4, p. 395—402. — *Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M.* The structure of the cells of the me-

sophyll and parenchymatous boundle sheath of the *Gramineae*. — Bot. J. Lin. Soc., 1973, vol. 66, N 4, p. 259—275. — *Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M.* Leaf structure in *Chenopodiaceae*. — Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr., 1975, Bd 95, N 2, S. 226—255. — *Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M.* The ultrastructure of Kranz cells in the family *Cyperaceae*. — Bot. Gaz., 1977, vol. 138, N 4, p. 413—419. — *Carolin R. C., Jacobs S. V., Vesk M.* Kranz cells and mesophyll in the *Chenopodiales*. — Austral. J. Bot., 1978, vol. 26, N 5, p. 683—698. — *Chapman E. A., Bain J. M., Gove D. W.* Mitochondria and chloroplast peripheral reticulum in the C_4 plants *Amaranthus edulis* and *Atriplex spongiosa*. — Austral. J. Plant Physiol., 1975, vol. 2, N 2, p. 207—223. — *Craig S., Goodchild D. J.* Leaf ultrastructure of *Triodia irritans*: a grass possessing an unusual arrangement of photosynthetic tissues. — Austral. J. Bot., 1977, vol. 25, N 3, p. 277—290. — *Crookston R. K., Moss D. N.* C-4 and C-3 carboxylation characteristics in the genus *Zygophyllym* (*Zygophyllaceae*). — An. Mis. Bot. Garden, 1972, vol. 59, N 3, p. 465—470. — *Crookston R. K., Moss D. N.* A variation of C_4 leaf anatomy in *Arundinella hirta* (*Gramineae*). — Plant Physiol., 1973, vol. 52, N 5, p. 397—402. — *Das V. S. R., Raghavendra A. S.* Kranz leaf anatomy and C_4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis in *Spinifex squarrosus* L. — Ind. J. Experim. Biol., 1977, vol. 15, N 8, p. 645—648. — *Dengler N. G., Dengler R. E., Hattersley P. W.* Differing ontogenetic origins of PCR («Kranz») sheaths in leaf blades of C_4 grasses (*Poaceae*). — Amer. J. Bot., 1985, vol. 72, N 2, p. 284—302. — *Downton W. J. S.* Preferential C_4-dicarboxylic acid synthesis, the postillumination CO_2 burst, carboxyl transfer step, and grana configuration in plants with C_4-photosynthesis. — Can. J. Bot., 1970, vol. 48, N 10, p. 1795—1800. — *Downton W. J. S.* The chloroplasts and mitochondria of bundle sheath cells in relation to C_4 photosynthesis. — In: Photosynthesis and photorespiration / Ed. M. D. Hatch. N. Y.: Wiley Int. Sci., 1971, p. 419—425. — *Downton W. J. S.* The occurrence of C_4 photosynthesis among plants. — Photosynthetica, 1975, vol. 9, N 1, p. 96—105. — *Downton W. J. S., Berry J. A., Tregunna E. B.* C_4-photosynthesis: non-cycling electron flow and grana development in bundle sheath chloroplasts. — Z. Pflanzenphysiol., 1970, Bd 63, Hf 2, S. 194—198. — *Downton W. J. S., Bisalputra T., Tregunna E. B.* The distribution and ultrastructure of chloroplasts in leaves differing in photosynthetic carbon metabolism. II. *Atriplex rosea* and *Atriplex hastata* (*Chenopodiaceae*). — Can. J. Bot., 1969, vol. 47, N 6, p. 915—919. — *Estelita-Teixeira M. E., Handro W.* Leaf ultrastructure in species of *Gomphrena* and *Pfaffia* (*Amaranthaceae*). — Can. J. Bot., 1984, vol. 62, N 4, p. 812—817. — *Evans L. T.* Evolutionary, adaptive, and environmental aspects of the photosynthetic pathway: assessment. — In: Photosynthesis and photorespiration / Ed. M. D. Hatch. N. Y.: Wiley Int. Sci., 1971, p. 130—136. — *Fisher D. G., Evert R. F.* Studies on the leaf of *Amaranthus retroflexus* (*Amaranthaceae*): chloroplast polymorphism. — Bot. Gaz., 1982, vol. 143, N 2, p. 146—155. — *Forde B. J., Whitehead H. C. M., Rowley J. A.* Effect of light intensity and temperature on photosynthetic rate, leaf starch content and ultrastructure of *Paspalum dilatatum*. — Austral. J. Plant Physiol., 1975, vol. 2, N 2, p. 185—195. — *Frean M. L., Ariovich D., Cresswell C. F.* C_3 and C_4 photosynthetic and anatomical forms of *Alloteropsis semialata* (R. Br.) Hitchcock. 2. A comparative investigation of leaf ultrastructure and distribution of chlorenchyma in the two forms. — An. Bot., 1983, vol. 51, N 6, p. 811—821. — *Frean M. L., Cresswell C. F.* Ultrastructure of chloroplasts, mitochondria and microbodies in leaves of *Amaranthus*. — Proc. Electron Microsc. Soc. South Africa, 1981, vol. 11, p. 149—150. — *Gilliland M. G., Gordon-Gray K. D.* Kranz and non-kranz cells in *Cyperaceae*. — Proc. Electron Microsc. Soc. South Africa, 1978, vol. 8, p. 85—86. — *Gutierrez M., Gracen V. E., Edwards G. E.* Biochemical and cytological relationships in C_4 plants. — Planta, 1974, vol. 119, N 4, p. 279—300. — *Haberlandt G.* Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. — Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, 1894, Bd 103, S. 489—583. — *Hatch M. D., Kagawa T., Craig S.* Subdivision of C_4-species based on differing C_4 acid decarboxylating systems and ultrastructural features. — Austral. J. Plant Physiol., 1975, vol. 2, N 2, p. 111—128. — *Hattersley P. W., Browning A. J.* Occurrence of the suberized lamella in leaves of grasses of different photosynthetic types. I. In parenchymatous bundle sheaths and PCR («Kranz») sheaths. — Protoplasma, 1981, vol. 109, N 3—4, p. 371—401. — *Hodge A. I., McLean I. D., Mercer E. D.* Ultrastructure of the lamellae and grana in the chloroplasts of *Zea mays*. — J. Biophys. Biochem. Cytol., 1955, vol. 1, N 6, p. 605—614. — *Holaday A. S., Lee K. W., Chollet R.* C_3—C_4 intermediate species in the genus *Flaveria*: leaf anatomy, ultrastructure, and the effect of O_2 on the CO_2 compensation concentration. — Planta, 1984, vol. 160, N 1, p. 25—32. — *Huber W., Sankhla N.* C_4 pathway and regulation of the balance between C_4 and C_3 metabolism. — Ecol. Stud., 1976, vol. 19, p. 335—363. — *Johnson S. C., Brown W. V.* Grass leaf ultrastructural variations. — Amer. J. Bot., 1973, vol. 60, N 8, p. 727—735. — *Keefe D., Mets L.* Bundle sheath cell development in *Flaveria palmeri*. — Plant Physiol., 1983, vol. 72, suppl. 1, p. 43. — *Kirchanski S. J.* The ultrastructural development of the dimorphic plastids of *Zea mays* L. — Amer. J. Bot., 1975, vol. 62, N 7, p. 695—705. — *Kluge M.* Crassulacean acid metabolism (CAM): CO_2 and water economy. — Ecol. Stud., 1976, vol. 19, p. 313—322. — *Laetsch W. M.* Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2 fixation. — Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 8, p. 875—883. — *Laetsch W. M.* Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon-fixation pathways. — Sci. Progr., 1969, vol. 57, N 227, p. 323—351. — *Laetsch W. M.* Chloroplast structural relationships in leaves of C_4 plants. — In: Photosynthesis and photorespiration / Ed. M. D. Hatch. N. Y.: Wiley Int. Sci., 1971, p. 323—349. — *Laetsch W. M.* The C_4 syndrome: a structural analysis. — An. Rev. Plant Physiol., 1974, vol. 25, p. 27—52. — *Laetsch W. M., Price I.* Development of the dimorphic chloroplasts of sugar cane. — Amer. J. Bot., 1969, vol. 56, N 1, p. 77—87. — *Laetsch W. M., Stetler D. A., Vlitos A. J.* The ultrastructure of sugar cane chloroplasts. — Z. Pflanzenphysiol., 1966, Bd 54, Hf 5, S. 472—474. — *O'Brien T. P., Carr D. J.* A suberized layer in the cell walls of the bundle sheath of grasses. — Austral. J. Biol. Sci., 1970, vol. 23, N 2, p. 275—287. — *Ohsugi R., Mu-*

rata T., *Chonan N.* 4-carbon pathway syndrome of the species in the Dichotomiflora group of the genus *Panicum* (*Gramineae*). — Bot. Mag. Tokyo, 1982, vol. 95, N 1040, p. 339—348. — *Olesen P.* Leaf anatomy and ultrastructure of chloroplasts in *Salsola kali* L. as related to the C_4-pathway of photosynthesis. — Bot. Not., 1974, vol. 127, N 3, p. 352—363. — *Osmond C. B.*, *Troughton J. H.*, *Goodchild D. J.* Physiological, biochemical and structural studies of photosynthesis and photorespiration in two species of *Atriplex*.— Z. Pflanzenphysiol., 1969, Bd 61, Hf 3, S. 218—237. — *Prat H.* La systématique des Graminées. — Ann. Sci. Nat., Bot., 1936, Sér. 10, vol. 18, p. 165—258. — *Purohit A. N.*, *Tregunna E. B.* Carbon dioxide compensation and its association with the photoperiodic response of plants. — Can. J. Bot., 1974, vol. 52, N 5, p. 1146—1148. — *Raghavendra A. S.*, *Das V. S. R.* The occurrence of C_4-photosynthesis: a supplementary list of C_4 plants reported during late 1974—mid-1977.— Photosynthetica, 1978, vol. 12, N 2, p. 200—208. — *Renvoize S. A.* A survey of leaf-blade anatomy in grasses. II. *Arundinelleae.* — Kew Bul., 1982a, vol. 37, N 3, p. 489—495. — *Renvoize S. A.* A survey of leaf-blade anatomy in grasses. III. *Garnotieae.* — Kew Bul., 1982b, vol. 37, N 3, p. 497—500. — *Repo E.*, *Hatch M. D.* Photosynthesis in *Gomphrena celosioides* and its classification amongst C-pathway plants. — Austral. J. Plant Physiol., 1976, vol. 3, N 6, p. 863—876. — *Rikli M.* Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymschiede. Inaug. — Dissert. zur Erlangung der Doktorwürde von der hohen philosophischen Fakultät der Universität Basel. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1895, 96 S. — *Stebbins G. L.* Cytogenetics and evolution of the grass family. — Amer. J. Bot., 1956, vol. 43, N 10, p. 890—905. — *Tateoka T.* Notes on some grasses. I. — Bot. Mag. Tokyo, 1956a, vol. 69, N 817—818, p. 311—315. — *Tateoka T.* Reexamination of anatomical characteristics of the leaves in *Eragrostoideae* and *Panicoideae* (*Poaceae*). — J. Jap. Bot., 1956b, vol. 31, N 7, p. 210—218. — *Tateoka T.* Notes on some grasses. VIII. On structure of *Arundinella* and *Garnotia.* — Bot. Gaz., 1958, vol. 120, N 2, p. 101—109. — *Tateoka T.* Notes on some grasses. XV. Affinities and species relationship of *Arthropogon* and relatives, with reference to their leaf-structure. — Bot. Mag. Tokyo, 1963, vol. 76, N 902, p. 286—291. — *Usuda H.*, *Katai R.*, *Takeuchi M.* Comparison of carbon dioxide fixation and the fine structure in various assimilatory tissues of *Amaranthus retroflexus* L. — Plant Cell Physiol., 1971, vol. 12, N 6, p. 917—930. — *Varshneya K. A.*, *Goel N.*, *Baijal B. D.* Salt tolerant dinanath grass (*Pennisetum pedicellatum* Trin.) as C_4 plant — a new record. — Cur. Sci., 1985, vol. 54, N 7, p. 348—349. — *Winter K.*, *Kramer D.*, *Troughton J. H.*, *Card K. A.* C_4 pathway of photosynthesis in a member of the *Polygonaceae*: *Calligonum persicum* (Boiss., Buhse) Boiss. — Z. Pflanzenphysiol., 1977, Bd 81, Hf 4, p. 341—346. — *Woo K. C.*, *Pyliotis N. A.*, *Downton W. J. S.* Thylakoid aggregation and chlorophyll a chlorophyll b ratio in C_4-plants. — Z. Pflanzenphysiol., 1971, Bd 64, Hf 5, S. 400—413.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 X 1985.

SUMMARY

The ultrastructural features of the leaf types with Kranz-anatomy are described according to the original and literature data. The variety of anatomical types comes to only two ultrastructural patterns of mesophyll differentiation which correlates with the two well known types of enzyme activity of C_4 — plants, NADP-ME and NAD-ME. The position of the small group of grasses with high PEP-KK activity is intermediate between these two in their ultrastructural characteristics, but closer to the plants of NAD-ME type.

УДК 582.57 : (539.22+005+576.1)

М. В. Баранова

СТРУКТУРА, КЛАССИФИКАЦИЯ И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE*

M. V. BARANOVA. THE STRUCTURE, CLASSIFICATION AND TRENDS IN EVOLUTIONARY TRANSFORMATIONS OF VEGETATIVE ORGANS OF THE *LILIACEAE* FAMILY BULB PLANTS

Исследована структура 176 видов 30 родов луковичных растений сем. *Liliaceae* и проведен сравнительный морфологический анализ. Выделены главные, определяющие структуру, признаки и особенности. На их основе построена классификация луковичных растений. В основу классификации положен тип побега — признак, разграничивающий все луковичные растения сем. *Liliaceae* на две структурные группы. Каждая группа объединяет родственные таксоны, соответствующие подсем. *Lilioideae* и подсем. *Scilloideae* и занимает определенный ареал. Дальнейшая классификация проведена с учетом других структурных признаков. Выделены основные морфологические типы луковичных растений: 10 типов в первой группе и 7 — во второй. Дана эколого-морфологическая характеристика каждого типа. Проведена оценка эволюционного уровня организации выделенных типов путем построения морфогенетических рядов признаков, отражающих основные тенденции преобразования структуры луковичных растений сем. *Liliaceae*.

На основе полученных данных высказывается предположение о независимом происхождении и разобщенности двух структурных групп в сем. *Liliaceae* — подсем. *Lilioideae* и подсем. *Scilloideae*.

Луковичные растения — это специализированная жизненная форма, характерная для ряда семейств порядка *Liliales* (Тахтаджян, 1982) — *Melanthiaceae* R. Br. (5 родов),[1] *Liliaceae* Juss. (45), *Amaryllidaceae* Jaume (70), *Alliaceae* J. G. Agardh (40), *Iridaceae* Juss. (5), *Calochortaceae* Dum. (1). Общее число луковичных растений превышает 3000 видов.

Одним из наиболее крупных по составу (1300 видов) является типовое семейство порядка *Liliales* сем. *Liliaceae*. Представители этого семейства характеризуются большим разнообразием строения вегетативного тела и особенно разнообразием строения луковиц.

Задачи настоящей работы следующие: изучить структуру луковичных растений сем. *Liliaceae* и выявить главные, определяющие структуру признаки; на основе ведущих признаков структуры построить классификацию луковичных растений и выделить основные морфологические типы; провести сравнительный эколого-морфологический анализ и оценить эволюционный уровень организации типов структуры путем построения морфогенетических рядов признаков луковичных растений сем. *Liliaceae*.

Проведено изучение структуры вегетативных органов 176 видов 30 родов сем. *Liliaceae*. Работа выполнена на базе собранной коллекции живых растений, размещенной на участках открытого и закрытого грунтов Ботанического сада БИН им. В. Л. Комарова АН СССР.

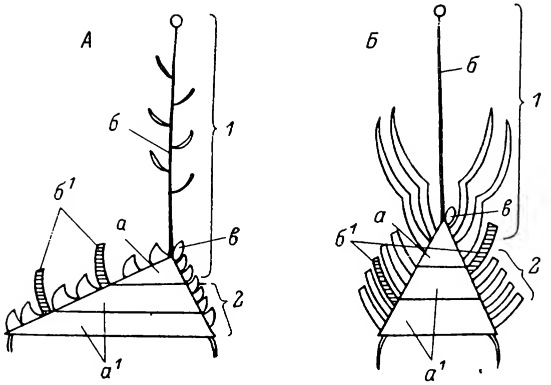
Изучение структуры растений единой таксономической группы имеет особое значение. Как подчеркивала Т. И. Серебрякова (1971 : 116), «вопросы эволюции жизненных форм не могут решаться в общей форме, — во всех случаях необходим тщательный сравнительный анализ в узких таксонах».

---

[1] Указано число родов, представители которых имеют луковицы.

Рис. 1. Схематическое строение луковичного растения.

А — луковица с тремя укороченными побегами и удлиненной облиственной надземной частью: *1* — монокарпический побег текущего года (*а* — укороченная часть побега с низовыми запасающими листьями, *б* — удлиненная облиственная часть побега, *в* — почка возобновления); *2* — монокарпические побеги прошлых лет (*а*^{1} — укороченные части побегов с чешуями, *б*^{1} — остатки удлиненных облиственных частей побегов); *Б* — луковица с тремя укороченными побегами с безлистной стрелкой: *1* — монокарпический побег текущего года (*а* — укороченная часть побега с ассимилирующими листьями, *б* — безлистная стрелка, *в* — почка возобновления); *2* — монокарпические побеги прошлых лет (*а*^{1} — укороченные части побегов с чешуями, *б*^{1} — остатки безлистных стрелок).



Луковичные растения во всех известных классификациях жизненных форм выделяли в самостоятельную группу, однако дальнейшее подразделение не было разработано из-за их слабой эколого-морфологической изученности. В последние десятилетия луковичные растения стали предметом исследования специалистов, тем не менее и в настоящее время многие луковичные продолжают оставаться «вещью в себе». Еще мало работ, посвященных изучению структуры луковичных, невелико и число представителей, вошедших в сферу исследования. Среди важнейших следует назвать в первую очередь работы отечественных ботаников (Силина, 1953; Ахвердов, 1956; Голубев, 1956; Артюшенко, 1961, 1970; Артюшенко, Щепак, 1982; Баранова, 1962, 1965, 1971, 1981а, б; Капинос, 1965; Попова, 1965; Скрипчинский В., Скрипчинский Вл., 1965; Скрипчинский В. и др., 1970; Филимонова, 1966; Смирнова, 1967; Мордак, 1970; Седова, 1972; Аксенова, Седова, 1983; Головкин, 1973; Хохряков, 1975; Белянина, Крылова, 1976; Левичев, 1983), а также зарубежных (Zahariadi, 1962, 1965; Dahlgren, 1975; Müller-Doblies I., D., 1981).

В 1970 г. З. Т. Артюшенко предложила схему классификации жизненных форм с подземными органами стеблевого происхождения. Среди них луковичные были объединены в группы, которым свойственны общие морфологические и функциональные особенности, а именно «длительность жизни стеблевых надземных и подземных преобразований, характер развития и интенсивность вегетативного размножения» (Артюшенко, 1970: 143). Предложенная схема явилась первой попыткой классифицировать эту большую группу растений.

Тип жизненной формы луковичного растения определяется структурой побега. Для луковичных растений сем. *Liliaceae* характерны два типа побега: первый тип — побег состоит из укороченной подземной базальной части, входящей в состав луковицы, и удлиненной облиственной надземной части (виды родов *Lilium*, *Tulipa*, *Gagea* и др.); базальная часть побега несет специализированные запасающие низовые листья, удлиненная — ассимилирующие; второй тип — побег состоит из укороченной подземной части, входящей в состав луковицы, и надземной безлистной цветоносной стрелки (виды родов *Muscari*, *Scilla*, *Albuca* и др.); базальная часть побега несет разросшиеся влагалища ассимилирующих листьев (рис. 1).

В луковице может насчитываться от 1 до 8 базальных частей побегов разных лет, или годичных циклов.[2] Границами между ними служат остатки надземных частей побегов. Число годичных циклов более или менее постоянно для вида. Наибольшее число циклов имеют луковицы некоторых видов родов *Veltheimia*, *Eucomis*, *Drimia*, *Lilium*, *Bellevalia* и др. Их луковицы многолетние: базальная часть побега у этих растений живет в течение нескольких лет. Однолетние луковицы видов родов *Tulipa*, *Gagea*, *Brimeura*, *Hyacinthoides* и других сложены базальной частью одного побега. Их луковицы ежегодно возобновляются.

---

[2] В специальной литературе укороченные базальные части побегов, составляющие луковицу, называют годичными, или вегетационными, циклами (Федоров и др., 1962), а луковицы — соответственно с одним или несколькими годичными циклами.

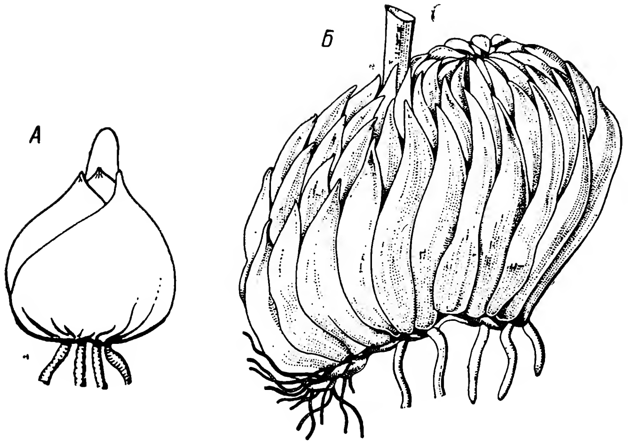


Рис. 2. Луковица прямая, ортотропная (*Scilla sibirica*, *А*) и скошенная, плагиотропная (*Lilium washingtonianum*, *Б*).

В жизни луковичного растения луковица играет особую роль. Она — вместилище запаса питательных веществ, место заложения и формирования почек возобновления и почек размножения, а также место формирования корней. В отличие от быстро отмирающей удлиненной надземной части луковица — постоянная и многолетняя часть растений. В этой связи особенности строения луковицы приобретают важное значение в диагностике видов луковичных растений. Луковица — это специализированный орган, представляющий собой укороченную базальную часть одного побега или систему укороченных базальных частей побегов разных лет, моно- или симподиально ветвящихся, с запасающими специализированными низовыми листьями или влагалищами ассимилирующих листьев, или теми и другими вместе.

Структура побега определяет облик всего луковичного растения, а форму луковицы определяет направление роста базальной части побега — донца луковицы. Донце может расти плагиотропно, косоортотропно или ортотропно. При плагиотропном и косоортотропном росте формируются скошенные асимметричные луковицы. Они характерны для большинства видов с облиственным надземным побегом родов *Lilium*, *Tulipa*, *Erythronium* и др. При ортотропном росте луковицы симметричные, равнобокие, как у видов родов *Scilla*, *Ornithogalum*, *Hyacinthus* и др. (рис. 2).

Ежегодно луковица пополняется базальной частью нового побега, а базальная часть побега предыдущего года или отмирает (как у ежегодно возобновляющихся), или сохраняется еще несколько лет (как у многолетних). В ходе формирования побега сопряженно идут процессы заложения и развития его частей — донца, чешуй и корней. Обычно сопряженно проходят и процессы отмирания. Однако у ряда видов отмирание частей укороченного побега разновременное: отмирание запасающих чешуй опережает отмирание осевой части и корней. В этом случае формируется своеобразный подземный орган — луковица на оголенном донце, внешне напоминающем корневище. Подобные формы характерны для ряда эндемичных североамериканских видов рода *Lilium* — *L. wigginsii*, *L. vollmeri*, *L. parvum*, тропических видов — роды *Veltheimia*, *Albuca*, *Ledebouria* (Баранова, 1976), для *Erythronium japonicum* и др.

У луковичных растений следует отличать продолжительность жизни базальной части побега, которая, как отмечалось, может длиться от 1 до 8 лет, от продолжительности жизни растения в целом, или, как определяет И. Г. Серебряков (1962), от длительности жизненного цикла. По этому признаку все травянистые растения подразделяются на поли- и монокарпические. Среди луковичных подавляющее большинство составляют поликарпические растения. Однако среди них известны и монокарпические растения (виды родов *Cardiocrinum* и *Notholirion*).

Характерными признаками луковицы являются тип, происхождение и число чешуй, слагающих ее. Эти признаки постоянны для вида. Известны три типа чешуй: черепитчатые, полутуникатные и туникатные; соответственно называются и луковицы, сложенные ими. По происхождению чешуи бывают разросшиеся влагалища ассимилирующих листьев, специализированные запасающие низовые листья, тонкие влагалищные чешуи и чешуи покровные. Луковицы с облиственным побегом состоят почти исключительно из низовых специализированных запасающих листьев, которые представляют собой метаморфизованные листья с редуцированной листовой пластинкой. У луковичных растений с безлистной цветоносной стрелкой луковицы состоят главным образом из разросшихся влагалищ ассимилирующих листьев.

Ежегодно на базальной части побега формируется более или менее постоянное число листьев-чешуй определенного типа и происхождения. В зависимости от вида метамеров базальной части насчитывается от 1 до 25. Если учитывать, что в луковице может сохраняться до 8 годичных циклов, общее число чешуй в луковице может достигать более 100.

Разнообразие луковичных растений не ограничивается разнообразием строения луковиц. Значительные различия можно отметить в строении и особенностях удлиненной надземной части побега. Они выражаются в размере (от 1—2 см до 2 м), направлении и особенностях роста (прямые, вертикальные, вьющиеся, анизотропные), листорасположении (очередные, мутовчатые), числе метамеров (от 1 до 250), способности к самостоятельному укоренению, способности формировать пазушные почки и т. д. Способность к вегетативному размножению — одна из существенных характеристик луковичного растения. Многим видам свойственна высокая меристематическая активность пазушных меристем побега как его укороченной, так и удлиненной частей. Особенности размножения луковичных чрезвычайно разнообразны.

Достаточно разнообразна и корневая система луковичных. Она представлена одно- или многолетними придаточными корнями, которые появляются у растений с первых месяцев жизни. Кроме основной функции всасывания, придаточные корни луковичных могут выполнять функции втягивания (контрактильные корни), запаса (запасающие), защиты (склеренхимные). Контрактильные корни наиболее широко распространены у луковичных. Благодаря им луковица заглубляется в почву на оптимальную глубину, предохраняя себя от неблагоприятных внешних воздействий. Характерно, что у многих тропических растений контрактильные корни не формируются и их луковицы располагаются на поверхности почвы.

Итак, признаками, определяющими структуру луковичных растений сем. *Liliaceae*, являются:

1) тип структуры побега — признак большого экологического и эволюционного значения;

2) длительность жизненного цикла всей особи — поликарпические и монокарпические растения;

3) длительность жизни укороченной базальной части побега — луковицы многолетние и однолетние;

4) направление роста укороченной базальной части побега — луковицы плагиотропные, косоортотропные, ортотропные;

5) тип чешуй, слагающих луковицу, — черепитчатые, полутуникатные и туникатные;

6) характер отмирания укороченной базальной части побега — луковицы на корневище, без корневища;

7) число метамеров укороченной и удлиненной частей побега.

Эти признаки положены в основу классификации луковичных растений. Главным классификационным признаком, по которому луковичные подразделяются на две основные группы, является структура побега. Остальные в порядке их перечисления лежат в основе более детального подразделения каждой из этих групп. При классификации учтены также особенности строения удлиненной части побега и корневой системы, способность к вегетативному размножению и т. д. В результате были выделены морфологические типы: в первой группе — 10, во второй — 7 (рис. 3).

Рассмотрим типы структуры луковичных каждой группы.

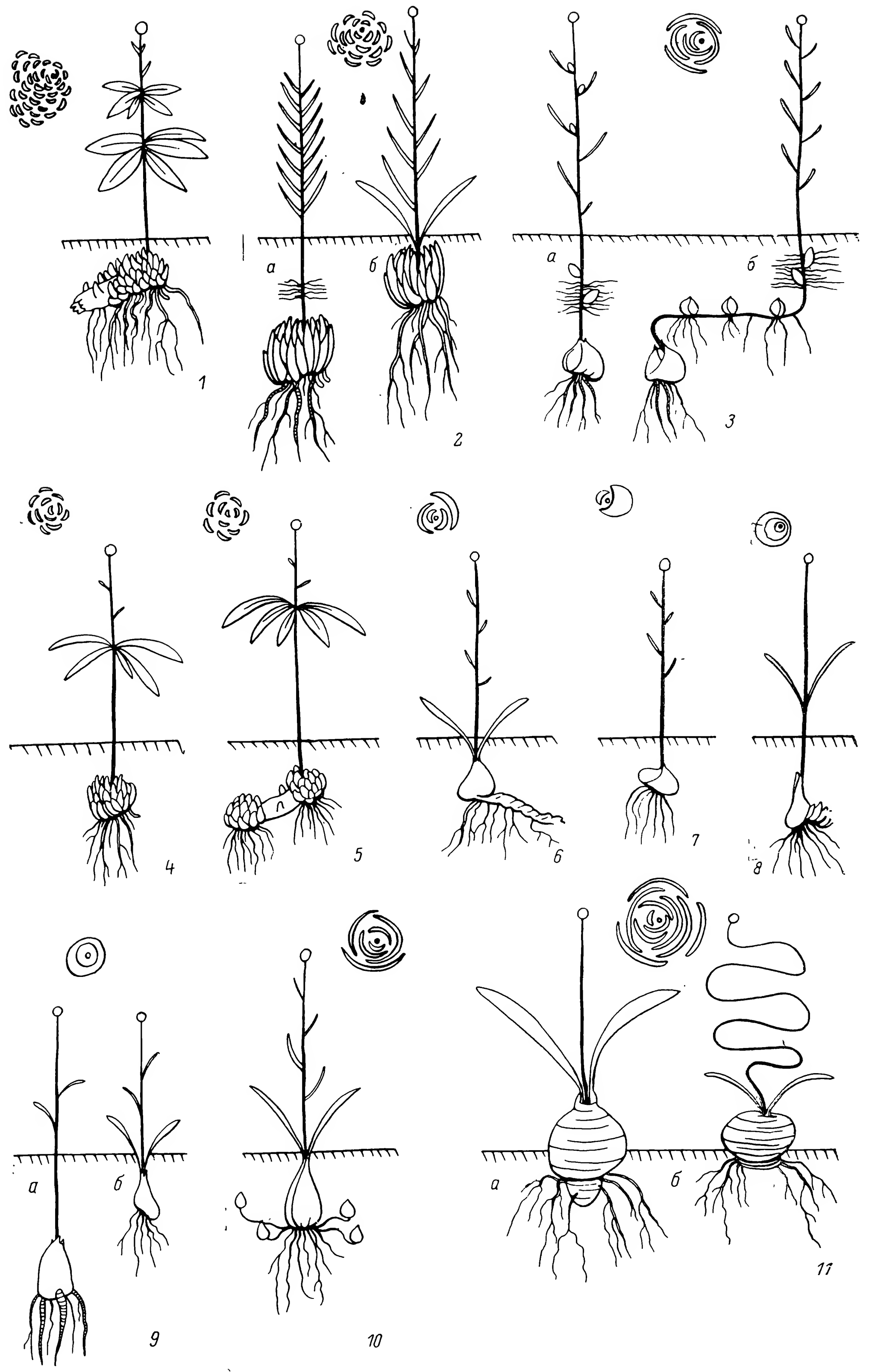


Рис. 3. Типы (*1—17*) структуры луковичных растений сем. *Liliaceae* s. l.

Луковичные растения с облиственными удлиненными стеблями: *1—9* — поликарпические растения; *10* — монокарпические растения; с безлистными цветоносами: *11—17* — поликарпические растения; *а*, *б* — подтипы.

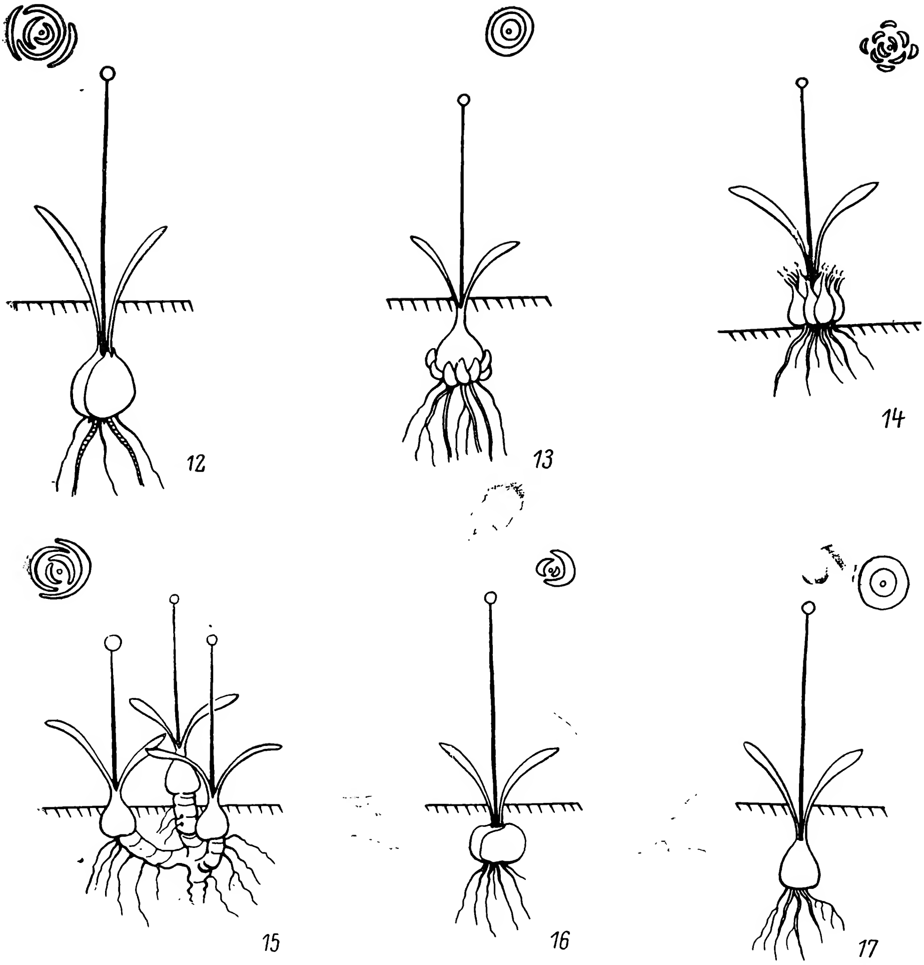


Рис. 3 (*продолжение*).

I группа. Луковичные растения с удлиненным надземным облиственным побегом

Поликарпические растения. Особенностью этой большой группы луковичных растений является плагиотропный или косоортотропный (реже — ортотропный) рост укороченной базальной части побега (Baranova, 1975). В результате новый растущий побег смещается в сторону от центра луковицы, а иногда раздвигает или прорывает чешуи материнской луковицы и располагается сбоку от нее.

1-й тип. Растения с многолетней черепитчатой луковицей на корневище; надземный побег с многочисленными крупными тонкими, собранными в мутовки листьями, неукореняющийся. Подобный морфологический тип характерен для ряда видов рода *Lilium* L. — *L. vollmeri* A. Eastwood, *L. wigginsii* Beane et Vollmer, *L. debile* Kittlitz и др. (рис. 3, *1*). Их плагиотропные луковицы много- и мелкочешуйчатые, а корневищеподобная часть донца состоит из укороченных побегов 2—5 прошлых лет вегетации. Иногда корневищная часть выражена слабо. Пазушные почки формируются редко. Корневая система многолетняя, лишена способности к втягиванию. В результате луковицы располагаются близко к поверхности почвы. Вегетация растений продолжительная. Подобные луковичные произрастают в условиях высокой влажности воздуха и почвы в лесах, занимая крайне ограниченные ареалы на тихоокеанском побережье Северной Америки и Восточной Азии.

2-й тип. Растения с многолетней черепитчатой луковицей; надземный побег крупный, густо облиствен, способен к самостоятельному укоренению.

В зависимости от вида луковицы растения этого типа имеют несколько годичных циклов (от 3 до 8) и несут многочисленные крупные чешуи — это виды *Nomocharis* Franch., многие виды рода *Lilium* — *L. pyrenaicum* Gouan, *L. monadelphum* Bieb., *L. humboldtii* Roezl. et Leicht. ex Duchartre, *L. martagon* L., *L. regale* Wils. и др.; некоторые из луковиц достигают 20—25 см в диам. (*L. kesselringianum* Miscz., *L. washingtonianum* Kellogg и др.). Многолетние корни имеют выраженную контрактильную зону. Луковичные растения данного морфологического типа обитают главным образом в лесных горных районах умеренной зоны и в субальпийском высокотравье.

Среди большой группы растений 2-го типа (рис. 3, *2*, *а*) выделяется несколько видов — *L. candidum* L. и *L. catesbaei* Walter и другие, у которых на укороченной базальной части побега, в луковице, наряду с низовыми запасающими чешуями формируются зеленые листья (рис. 3, *2*, *б*).[3]

3-й тип. Растения с многолетней полутуникатной луковицей; надземный побег с очередными листьями, в подземной части формирует придаточные корни. Это ряд видов рода *Lilium* — *L. lancifolium* Thunb., *L. pseudotigrinum* Carr., *L. lankongense* Franch., *L. pumilum* Delile, *L. cernuum* Kom., *L. buschianum* Lodd. и др. Их луковицы характеризуются небольшими размерами (2.5—4 см в диам.) и состоят из укороченных побегов двух-трех вегетационных циклов. Чешуи немногочисленные полутуникатные. Внешне такие луковицы почти прямые, симметричные (рис. 3, *3*). Однако после удаления чешуй донце луковицы имеет вид скошенного конуса. Осевая часть — донце — таких луковиц разрастается косоортотропно. Корни с хорошо выраженной контрактильной зоной. Пазушные почки формируются по всему побегу. Эти растения приурочены к открытым местообитаниям и произрастают на лесных опушках, горных лугах и в степях. Обращает на себя внимание группа видов *L. davidii* Duchartre, *L. duchartrei* Franch., *L. pseudotigrinum*, *L. neilgherrense* R. Wright с анизотропными удлиненными побегами (рис. 3, *3*, *б*). Удлиненные побеги этих растений по выходе из луковицы растут в почве горизонтально, достигая длины 40—60 см; междоузлия у них растягиваются, на узлах формируются чешуевидные листья, придаточные корни, пазушные почки. Достигнув определенной длины, побег изменяет направление, появляется над землей и начинает расти вертикально вверх, формируя зеленые листья.

4-й тип. Растения с однолетней черепитчатой луковицей; надземный побег небольшой, с мутовкой листьев, неукореняющийся (рис. 3, *4*). Растения с подобными луковицами известны у видов рода *Fritillaria* L. подрода *Liliorrhiza* (Kellogg) Baker — *F. lanceolata* Pursch., *F. biflora* Lindl. и других видов, у некоторых видов рода *Lilium* и встречаются в смешанных лесах и на лугах в районах тихоокеанского побережья Восточной Азии и Северной Америки. Их луковицы не имеют контрактильных корней и расположены у поверхности почвы.

5-й тип. Растения с однолетней черепитчатой луковицей на столоне; надземный побег небольшой с мутовкой листьев, неукореняющийся или слабоукореняющийся. Столононосные луковицы характерны для *Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker-Gawl., *F. dagana* Turcz. ex Trautv., *F. maximowiczii* Freyn, *Lilium grayi* S. Wats., *L. canadense* L., *L. superbum* L., произрастающих на лугах и в лесах Восточной Азии и Северной Америки (рис. 3, *5*). Столоны формируются за счет разрастания первых междоузлий базальной части побега и достигают длины 5—6 см и 2 см в диам. Контрактильные корни не формируются.

6-й тип. Растения с однолетней полутуникатной луковицей на корневище; надземный побег небольшой, малолистный, неукореняющийся. *Lloydia serotina* (L.) Reichnb. — единственный известный нам пример луковичного растения подобного морфологического типа. Вид имеет огромный ареал, включая Европу, Азию и Северную Америку, и произрастает в горных тундрах, на альпийских лугах, в трещинах скал и т. д. В луковице *L. serotina* наряду с низовыми чешуями формируются зеленые листья (рис. 3, *6*).

7-й тип. Растения с однолетней полутуникатной луковицей; надземный побег небольшой, малолистный, без придаточных корней. Подобный тип отмечен у видов рода *Fritillaria* типового подрода — *F. meleagris* L., *F. latifolia* Willd., *F. collina* Adam, *F. kotschyana* Herbert и др. Луковицы состоят из 2—4 сочных чешуй. Растения характеризуются краткостью вегетации и занимают главным образом луговые и степные местообитания, а также субальпийские и альпийские луга (рис. 3, *7*).

---

[3] Надземные побеги видов подтипа *2б* не формируют придаточных корней.

8-й тип. Растения с однолетней туникатной луковицей на корневище; надземный побег несет 2—3 листа, неукореняющийся. Чешуи луковиц ежегодно отмирают, а осевая часть укороченных побегов (донца прошлых лет) сохраняется довольно долго (рис. 3, *8*); например у *Erythronium japonicum* в течение 6—8 лет (Ogura, 1952). На них продолжают функционировать придаточные корни и развиваются пазушные почки, заложенные ранее. Корневищеподобное донце мы неоднократно встречали у *E. sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. В природе, где вид растет в лесных районах, у него находят до 6 таких побегов (Скакунов, 1977). В условиях культуры корневище короче, а иногда может и отсутствовать, контрактильные корни не формируются. Луковица располагается в почве на оптимальной глубине благодаря шпороподобному горизонтальному столону.

9-й тип. Растения с однолетней туникатной луковицей; надземные побеги небольшие, малолистные. Этот тип присущ многим видам родов *Tulipa*, *Erythronium* L., *Gagea*, *Fritillaria* подрод *Petilium* (L.) Baker. С помощью втягивающих корней или специальных столонов их небольшие луковицы затягиваются в почву на значительную глубину — у представителей рода *Tulipa* до 45 см. Вегетация растений очень непродолжительна — все они эфемероиды, произрастают преимущественно в засушливых районах.

Среди них выделяется группа видов, у которых на базальной части побега, в луковице, формируются зеленые листья (рис. 3, *9*, *б*), — это *Gagea confusa* Terr., *G. chlorantha* (Bieb.) Schult. et Schult. f. и др.

Монокарпические растения. 10-й тип. Среди луковичных монокарпическими растениями, как уже отмечалось, являются представители двух восточно-азиатских родов — *Cardiocrinum* и *Notholirion*. Они имеют облиственные надземные стебли; их луковицы полутуникатные (рис. 3, *10*).

Луковица *Cardiocrinum cordatum* (Thunb.) Makino, например, состоит из 7—9 сочных разросшихся влагалищ ассимилирующих листьев. Первый и единственный удлиненный надземный побег появляется на 8—10-й годы жизни растения. После плодоношения он полностью засыхает.

Все 4 вида рода *Cardiocrinum* — монокарпические растения. Они встречаются в смешанных и лиственных лесах, по берегам ручьев небольшими популяциями.

Луковица другого монокарпического растения — *Notholirion thomsonianum* (Royle) Stapf — состоит из 20—25 чешуй, из которых 8—12 низовые и 8—12 разросшиеся влагалища зеленых листьев. Снаружи луковица покрыта 2—3 сухими ребристыми чешуями прошлых лет. Удлиненный надземный побег появляется на 4—6-й годы жизни растения; он несет листья и цветки. После плодоношения и созревания семян все растение засыхает и отмирает. Все 5 видов рода *Notholirion* — монокарпические растения. Они встречаются в горных лесах и выше границы леса (от 1000 до 4500 м над ур. м.).

II группа. Луковичные поликарпические растения с безлистным цветоносом (стрелкой)

Растения этой группы очень многочисленны. Их луковицы ортотропные. Почка возобновления формируется в центре луковицы. Безлистный цветонос — единственное удлиненное междоузлие побега.

11-й тип. Растения с многолетней полутуникатной луковицей на корневище. Примерами таких растений служат многие представители из лесных местообитаний тропических и субтропических районов Африки — *Veltheimia bracteata* Harv. ex Baker, *Albuca angolensis* Welw., *Eucomis punctata* L'Herit., *Drimiopsis kirkii* Hook. f. и др. Их луковицы крупные (до 20 см в диам.); число укороченных базальных частей побегов достигает 4—5 (*Eucomis pole-evansii* N. E. Brown, *Ornithogalum monophyllum* Baker), чешуй — до 40—50. Корне-

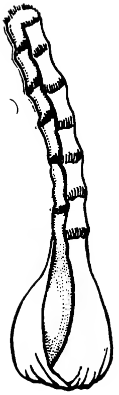


Рис. 4. Засыхание пластинки листа *Albuca fugax*, окончившего вегетацию.

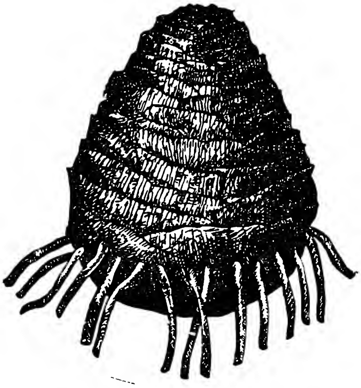


Рис. 5. Луковица *Eucomis pole-evansii*.

вищная часть не всегда выражена. Луковицы состоят главным образом из влагалищ зеленых листьев. Низовые запасающие листья отсутствуют или их число не превышает 2 (*Albuca nelsonii* N. E. Brown, *Galtonia princeps* Decne). Корневая система многолетняя, лишена функции втягивания, в результате чего луковицы располагаются у поверхности почвы или на ней. Наружные чешуи таких луковиц зеленеют и наряду с зеленой пластинкой листа фотосинтезируют. Подобные луковичные растения не могут быть отнесены к группе геофитов. Для многих из них характерны длительная вегетация и отсутствие четко выраженного периода покоя. Вегетативное размножение этих растений слабое. Луковицы-детки, которые формируются на донце, не порывают связи с материнским растением до тех пор, пока не отомрет осевая часть, на которой они заложились.

Среди растений этого типа выделяются *Bowiea volubilis* и *B. kilimandscharica* Mildbr. (рис. 3, *11*, *б*) с вьющимися, достигающими 1.5—2 м цветоносными стрелками, с непродолжительной вегетацией и произрастающие в более засушливых местообитаниях.

12-й тип. Растения с многолетней полутуникатной луковицей (рис. 3, *12*). Этот тип структуры характерен для многих представителей субтропических и умеренных областей (виды *Muscari* Mill., *Scilla* L., *Dipcadi* Medic., *Hyacinthus* L., *Bellevalia* Lapeyr., *Chionodoxa* Boiss. и др.). Они встречаются в различных местообитаниях: лесах, степях, полупустынях, в горных районах на субальпийских и альпийских лугах. Их луковицы состоят из базальных частей побегов не более двух-трех лет вегетации. По сравнению с тропическими видами луковицы этих растений меньше по размеру (1—4 см в диам.), меньше и число метамеров на укороченной базальной части каждого побега (по 2—6). В результате общее число чешуй в луковицах не более 20. Уникальным в этом отношении примером редукции числа метамеров на укороченной части побега служит *Ornithogalum zebrinum* (Baker) Oberm., произрастающий в пустыне Намиб, у которого ежегодно на побеге формируется только один зеленый лист (Müller-Doblies U., D., 1981).

Своеобразной особенностью многих луковичных растений тропических и субтропических областей сем. *Liliaceae* является отсутствие у листьев единого локализованного отделительного слоя, по которому листовые пластинки в конце вегетации свободно отделяются от сочных влагалищ. Засыхание листа у них идет постепенно сверху вниз, небольшими участками. Оболочки клеток на границе участков лигнифицируются, но разрушаются клетки медленно и засохшие участки листа сразу не опадают. В результате сухие листья покрыты многочисленными поперечными полосами — рядами более темноокрашенных лигнифицированных клеток (рис. 4). Так же засыхают и чешуи, что придает своеобразный вид луковицам тропических областей, у которых каждая последующая чешуя выше предыдущей (рис. 5).

13-й тип. Растения с многолетней туникатной луковицей (рис. 3, *13*). Примером подобных растений служит ряд видов рода *Ornithogalum* — *O. caudatum* Ait., *O. virens* Lindl., *O. monophyllum*, произрастающих в тропической Африке, а также *O. nutans* L., *O. boucheanum* Aschers. и другие, встречающиеся в Европе. Среди них известны длительно вегетирующие виды из влажных местообитаний, и виды с кратким периодом вегетации, распространенные в довольно засушливых районах. У последних хорошо развиты контрактильные корни. Особенностью видов этого типа является высокая интенсивность вегетативного размножения.

14-й тип. Растения с однолетней черепитчатой луковицей, которые в группе луковичных растений с безлистным цветоносом встречаются чрезвычайно редко и известны лишь у нескольких видов — *Drimia haworthioides* Baker, *Rhadamanthus secundus* B. Nord., *Schizobasis cuscutoides* (Burch. ex Baker) Benth. et Hook. f., *S. intricata* Baker. Они произрастают в Капской области и в юго-западных районах Африки. Луковицы этих растений расположены на поверхности почвы (рис. 3, *14*). Любопытно, что луковицы представителей рода *Schizobasis* из полупустынных местообитаний состоят только из низовых запасающих листьев, а функцию фотосинтеза у них выполняет зеленый цветонос; зеленые листья формируются только у ювенильных растений (Merxmüller, 1970).

15-й тип. Растения с однолетней полутуникатной луковицей на корневище. Наиболее ярким представителем этого типа является *Ledebouria socialis* (Baker) Jessop. В результате длительной жизни осевой части — донца (до 8—10 лет) — и развивающихся на нем луковиц-деток у этих растений формируются большие гнезда разновозрастных луковиц, связанных единым корневищем (рис. 3, *15*). Большинство видов рода произрастает во влажных тенистых местах под пологом тропического леса в Африке.

16-й тип. Растения с однолетней полутуникатной луковицей (рис. 3, *16*). Подобный тип встречается у представителей различных родов — *Lachenalia* (*L. orthopetala* Jacq., *L. contaminata* Aiton, *L. pendula* Aiton), *Ornithogalum* (*O. fimbriatum* Willd., *O. oreoides* Zachar., *O. woronowii* Krasch.) и др. Их луковицы состоят из немногих чешуй, среди которых не только влагалища зеленых листьев, но и специализированные низовые листья. Эти растения приурочены к достаточно засушливым местообитаниям Европы и Африки и встречаются на сухих склонах холмов, по опушкам лесов, в степях.

17-й тип. Растения с однолетней туникатной луковицей. Они растут в довольно засушливых условиях. Так, *Lachenalia glauca* Jacq., *L. pallida* Aiton, *L. tricolor* Aiton, *Neobakeria angustifolia* (L. f.) Schlecht., *Polyxena ensifolia* (Thunb.) Schonl. встречаются в Капской области Южной Африки; *Brimeura amethystina* (L.) Salisb. растет на сухих горных склонах в Пиренеях; *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. распространена по кустарниковым зарослям и вересковым пустошам Западной Европы; *Ornithogalum kochii* Parl., *O. umbellatum* L., *O. refractum* Kit. ex Schlecht. и другие виды приурочены к сухим каменистым склонам гор, лугам и степям Европы. Все они представляют в основном группу эфемероидов. Большинство растений этого типа имеет хорошо развитые контрактильные корни (рис. 3, *17*).

Луковичные растения сем. *Liliaceae* по структуре побега разделяются на две основные группы. Каждая группа объединяет родственные виды и имеет определенный ареал. В первую группу входят представители подсем. *Lilioideae*, распространенные в умеренной и субтропической зонах Евразии и Северной Америки. Вторая группа представлена видами подсем. *Scilloideae* K. Krause, они произрастают на огромной территории в восточном полушарии — в умеренной, субтропической и тропической зонах Евразии и Африки.

Анализ выделенных морфологических типов в пределах каждой группы, проведенный на фоне экологических условий произрастания, показал, что как в первой, так и во второй группах имеются типы, связанные с теплым и влажным климатом, и типы, произрастающие в аридных областях. Луковичные имеют вообще достаточно широкую экологическую амплитуду распространения.

В первой группе в условиях высокой влажности воздуха и почвы произрастают представители 1-го морфологического типа. Это ряд видов рода *Lilium* типа *L. vollmeri* с многочешуйными, напоминающими плагиотропные корневища луковицами, с крупными многолистными, мутовчатолистными надземными побегами, длительно вегетирующие, лишенные контрактильных корней. Виды 1-го типа распространены в лесах на крайне ограниченной территории тихоокеанского побережья Северной Америки и Восточной Азии. Во второй группе с подобными увлажненными местообитаниями связаны растения 11-го типа структуры, произрастающие в тропических районах Африки. Для них характерны крупные размеры, ортотропные многочешуйные луковицы, многочисленные широкие листья, отсутствие периода покоя и т. д.

При резко различном облике мезоморфных представителей каждой группы и различной географической их приуроченности эти типы структуры имеют ряд общих, объединяющих их признаков и особенностей: многолетность органов, многометамерность побегов, длительность вегетации, отсутствие контрактильных корней, слабое вегетативное размножение и т. д. Отмеченные признаки рассматриваются у луковичных растений как наиболее древние (Артюшенко, 1970; Хохряков, 1975). Исходя из этого положения, 1-й и 11-й морфологические типы можно рассматривать как близкие к наиболее древним в каждой группе из ныне живущих луковичных. Значительное различие в структуре побеговых систем этих двух древних типов и их обособленное географическое распространение дают основание предполагать, что обе основные структурные группы, подсем. *Lilioideae* и *Scilloideae*, возникли, по-видимому, независимо друг от друга, имели разные центры происхождения и развивались параллельно.

Дальнейшее преобразование структуры луковичных и становление различных морфологических типов шли под влиянием различных условий и были связаны в основном с освоением более засушливых и холодных районов. Между тем, где бы в настоящее время ни произрастали луковичные, все они остаются мезофитами. Их органы лишены признаков ксероморфизма. Приспособление шло по пути преобразования их структуры. Сравнительный эколого-морфологический анализ типов в каждой группе дал возможность проследить ход этих преобразований под влиянием различных факторов. Преобразования под влиянием усиления аридизации климата, например, выразились в увеличении интенсивности процессов роста и отмирания, в сокращении жизненного цикла особи, продолжительности жизни органов, числа метамеров на побегах, периода вегетации и увеличения продолжительности периода покоя и т. д. В результате подобных преобразований луковичные растения аридных областей как I, так и II групп приобрели ряд общих признаков. Эти растения характеризуются небольшими размерами, краткостью вегетации, вплоть до формирования эфемероидов, однолетними, одночешуйными туникатными луковицами, однолетними иногда с высокой степенью специализации корнями, высокой интенсивностью вегетативного размножения и т. д. (представители 9-го типа в I группе и 17-го во II). Подобную структуру луковичного растения мы рассматриваем как наиболее продвинутую в обеих группах.

Редукционный путь эволюции просматривается и на примере некоторых представителей родов *Lilium* и *Fritillaria*, преобразование которых проходило в условиях достаточной влажности и было связано с лесными местообитаниями (Баранова, 1981а, б).

В лесных горных условиях при развитии высокой интенсивности вегетативного размножения шло становление монокарпических луковичных растений.

Преобразование структуры луковичных растений можно, таким образом, представить в виде морфогенетических рядов признаков от наиболее древних до признаков, наиболее продвинутых.

Морфогенетические ряды признаков структуры луковичных растений сем. *Liliaceae*:

1) луковицы многолетние—луковицы однолетние;
2) побег многометамерный—малометамерный—однометамерный;
3) чешуи черепитчатые—полутуникатные—туникатные;
4) корни многолетние, ветвящиеся неспециализированные — корни однолетние, неветвящиеся специализированные;

5) длительная вегетация—краткая вегетация (эфемероиды);

6) отсутствие периода покоя—длительный период покоя;

7) вегетативное размножение отсутствует—слабое—интенсивное.

Морфогенетические ряды признаков отражают основное направление в эволюционном преобразовании структуры луковичных растений.

Проведенное изучение структуры луковичных растений дает новый дополнительный материал при решении вопроса о происхождении, развитии и объеме таксономических групп сем. *Liliaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д. Сравнительно-карпологическая характеристика трех видов рода *Ornithogalum* L. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 406—414. — *Аксенова Л. Н., Седова Е. А.* Жизненные циклы и ритмы развития некоторых видов семейства амариллисовых (*Amaryllidaceae* Jaume St.-Hilaire). — Вестн. МГУ. Сер. 16, 1983, № 3, с. 18—24. — *Артюшенко З. Т.* Развитие луковичных и клубнелуковичных растений в связи с их интродукцией. — В кн.: Морфогенез растений. М.: Изд-во МГУ, 1961, т. 2, с. 154—157. — *Артюшенко З. Т.* Амариллисовые СССР. Л.: Наука, 1970. 178 с. — *Артюшенко З. Т., Щепак А. В.* Ветвление побега у представителей семейства *Amaryllidaceae*. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 8, с. 1074—1082. — *Ахвердов А. А.* Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении. — Бюл. Бот. сада АН АрмССР, 1956, № 15, с. 5—118. — *Баранова М. В.* Значение онтогенеза в систематике на примере изучения *Brimeura amethystina* (L.) Salisb. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 6, 1962, вып. 8, с. 98—102. — *Баранова М. В.* Гиацинт (систематика, сорта, морфогенез, культура). М.; Л.: Наука, 1965. 126 с. — *Баранова М. В.* Морфогенез луковиц лилий. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 11, с. 1593—1604. — *Баранова М. В.* Особенности строения и формирования луковиц у некоторых представителей семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 12, с. 1696—1707. — *Баранова М. В.* О связи структуры луковиц с экологическими условиями. — Тр. МОИП, отд. биол., 1981а, т. 56, с. 76—90. — *Баранова М. В.* Эколого-морфологические особенности подземных органов у представителей рода *Fritillaria* (*Liliaceae*). — Бот. журн., 1981б, т. 66, № 10, с. 1369—1387. — *Белянина Н. Б., Крылова И. Л.* Анатомо-морфологические признаки вегетативных органов видов рода *Ornithogalum* L. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1976, т. 81, вып. 5, с. 69—83. — *Головкин Б. Н.* Переселение травянистых многолетников на полярный север. Л.: Наука, 1973. 264 с. — *Голубев В. Н.* К биоморфологии природных растений Подмосковья с запасающими органами побегового происхождения. — Учен. зап. МОИП, 1956, т. 41, вып. 1, с. 41—104. — *Капинос Г. Е.* Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. Баку: Изд-во АН АзССР, 1965. 238 с. — *Левичев И. Г.* Новые виды рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Западного Тянь-Шаня. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 10, с. 1416—1420. — *Мордак Е. В.* Пролески Советского Союза. 1. Морфолого-анатомические признаки и их таксономическое значение. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 9, с. 1247—1260. — *Попова Т. А.* Биолого-морфологическая характеристика Лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3, 1965, вып. 17, с. 80—150. — *Седова Е. А.* Особенности органогенеза и жизненного цикла луковичных и клубнелуковичных геофитов. — В кн.: Экспериментальный онтогенез цветковых растений. М.: Изд-во МГУ, 1972, с. 194—207. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с. — *Серебрякова Т. И.* Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1971, т. 76, вып. 1, с. 105—119. — *Силина З. М.* Культура тюльпанов в Ленинградской области. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 6. 1953, вып. 3, с. 5—146. — *Скакунов Г. В.* Изменчивость кандыка сибирского в природе. — В кн.: Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. Новосибирск: Наука, 1977, с. 76—87. — *Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В.* Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополья и их значение для теории онтогенеза. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 71, вып. 1, с. 85—102. — *Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Т.* Морфогенез монокарпического побега и его связь с сезонами года у луковичных, корневищных и клубневых геофитов Ставропольской флоры. — Тр. Ставропольск. НИИ сел. хоз-ва, 1970, вып. 10, ч. 2, с. 16—30. — *Смирнова О. В.* Жизненный цикл сибирской пролески (*Scilla sibirica* Andr.). — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1967, № 9, с. 15—20. — *Тахтаджян А. Л.* Порядок *Liliales*. — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982, т. 6, с. 50—209. — *Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений: стебель; корень. М.; Л.: Наука, 1962. 108 с. — *Филимонова З. Н.* К вопросу о морфологии луковицы видов рода *Allium* L. — В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: Фан, 1966, вып. 4, с. 91—99. — *Хохряков А. П.* Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с. — *Baranova M. V.* Bulb types of *Liliaceae*. — In: XII Intern. Bot. Congr. Abstracts. Leningrad: Nauka, 1975, vol. 1, p. 208. — *Dahlgren R. M. T.* A system of classification of the Angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. — Bot. Not., 1975, vol. 128, p. 119—146. — *Merxmüller H.* Prodromus einer flora von Südwestafrica. 147. *Liliaceae*, 1970, S. 1—75. — *Müller-Doblies U., D.* Über Verbreitung und Morphologie der *Ornithogalum*-Arten mit Zebrastreifung (*Liliaceae* des südlichen Africa). — Willdenowia, 1981, Bd 11, S. 54—67. — *Ogura Y.* Morphology of the subterranean organs of *Erythronium japonicum* and its allies. — Phytomorphol., 1952, vol. 2, N 2—4, p. 113—122. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—

359. — *Zahariadi C.* Caractéres morphologiques, anatomiques et biologiques dans la taxonomie du genre *Ornithogalum.* — Rev. Roum. Biol. Bot., 1962, t. 7, N 1, S. 6—41. — *Zahariadi C.* Sousgenres et sections mésogéens du genre *Ornithogalum* et la valeur comparative de leurs caractéres différentiels. — Rev. Roum. Biol. Bot., 1965, t. 10, N 4, S. 271—291.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1985.

SUMMARY

The structure of the bulbous members of 176 species of 30 genera of the *Liliaceae* s. l. was examined and the comparative morphological analysis was carried out. The main features and peculiarities determining the structure were distinguished and the proposed classification of bulb plants is based on them. The classification is based on the structure of monocarpic shoot, the sign which divides all the bulbous members of the *Liliaceae* family into two structural groups. Each group unites close-related species which occupy the certain areal — *Lilioideae* and *Scilloideae*. The further classification is based on additional features of structure. Ten structural types are recognised in the first group (*Lilioideae*) and seven — in the second group (*Scilloideae*).The oecologo-morphological description of each type is given. The evolutionary level of the distinguished types organisation was valued with the help of morphogenetic series of structural features. They reflect the main trends in evolutionary transformation of the structure of the vegetative organs of the bulbous members of *Liliaceae* family. The independent origin and the isolation of the two structural groups of the *Liliaceae* family (*Lilioideae* and *Scilloideae*) are proposed on the base of the obtained data.

ТОМ 71 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1986, № 10

УДК 581.44 : 582.6/.9

Е. А. Кондратьева-Мельвиль

ВЗАИМОСВЯЗИ В РАЗВИТИИ ПОБЕГА И КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ОДНОЛЕТНЕГО ДВУДОЛЬНОГО РАСТЕНИЯ

E. A. KONDRATIEVA-MELVILLE. CORRELATIONS IN THE DEVELOPMENT OF SHOOT AND ROOT SYSTEM IN CERTAIN ANNUAL DICOTYLEDONOUS PLANT

Взаимосвязи в развитии органов растения проявляются на всех этапах онтогенеза, каждый из которых характеризуется специфическими морфофизиологическими признаками. Согласованность развития подземных и надземных органов обусловливается ритмичностью их роста и проявляется во взаимозависимости образования листьев и боковых корней, коррелятивном усилении, ослаблении или прекращении роста главного, боковых и придаточных корней. На ранних этапах онтогенеза четко выступает взаимозависимость морфогенеза и гистогенеза побега и корневой системы, на поздних этапах ослабевает влияние побега на гистогенез вторичных проводящих тканей корня и возрастает относительная независимость развития корневой системы.

Изучение взаимосвязей в развитии органов растения является одной из важных задач морфогенеза. Еще А. Н. Бекетов (1858) высказал мысль, что из числа факторов, определяющих многообразие форм, большое значение имеет взаимодействие частей растения. Согласно современным представлениям, растительный организм — это исторически сложившаяся система взаимосвязанных частей. В последние годы проведено много исследований преимущественно по морфогенезу вегетативных органов травянистых растений, но еще мало выяснены проявления взаимозависимости в развитии их различных органов. В частности, слабо исследован анатомический аспект связи в развитии побега и корневой системы, тогда как она имеет важное теоретическое и практическое значение.

Наблюдения за развитием структуры всего растения в ходе его жизни от прорастания до естественного отмирания показывают, что каждый этап онтогенеза характеризуется определенным комплексом морфологических, анатомических признаков и коррелятивных отношений (Кондратьева-Мельвиль, 1979).

Наша статья посвящена вопросу о взаимосвязи развития побега и корневой системы в онтогенезе 20 видов из 10 семейств однолетних двудольных растений. Объекты исследования, помимо морфологических и анатомических признаков, различаются характером роста побега и корневой системы, длительностью вегетативного и репродуктивного органогенеза, а также продолжительностью роста и жизни растения. Исследовали строение зародыша и морфогенез растений, выращенных в открытом грунте ботанического сада Ленинградского государственного университета. Наблюдения за ростом, фенологическим состоянием, анатомическими и морфологическими особенностями растений в вегетативную фазу развития проводили через 1—2 дня, а с начала бутонизации до созревания семян — через каждые 5—7 дней. Строение растений изучали преимущественно на живых растениях, реже — на фиксированных в 70°-ном спирте. Морфологическое строение зародыша исследовали с помощью микроскопа МБС-9. Анатомический анализ зародыша, верхушечной почки, стебля и корня проводили на сериальных поперечных срезах, сделанных по всей длине побега, а также в базальной и средней частях корня. Срезы делали на микротоме ОМЗ-Reihert.

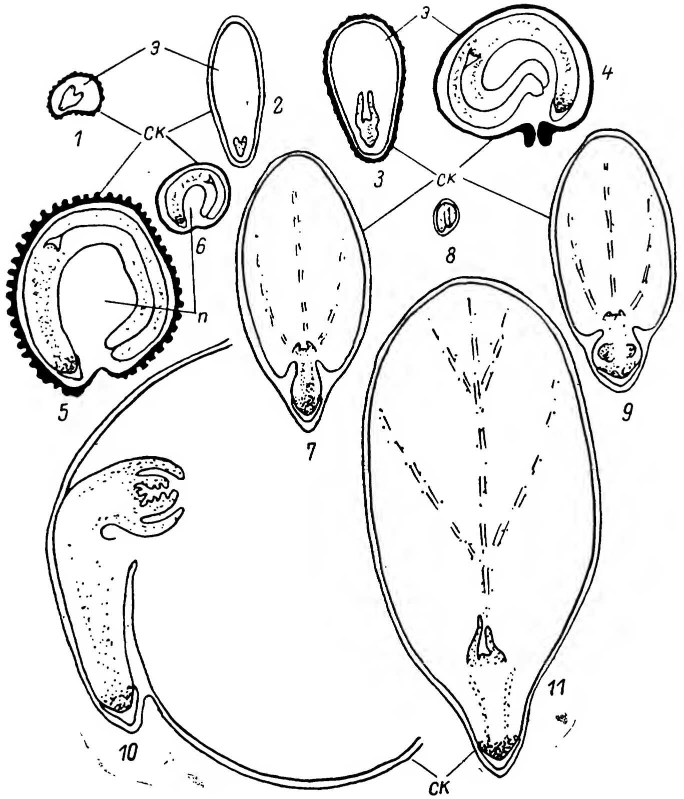


Рис. 1. Строение семени и зародыша на продольном срезе.

1 — Papaver somniferum, 2 — Anethum graveolens, 3 — Nigella damascena, 4 — Datura fastuosa, 5 — Agrostemma githago, 6 — Chenopodium album, 7 — Linum usitatissimum, 8 — Arabidopsis thaliana, 9 — Impatiens parviflora, 10 — Pisum sativum, 11 — Helianthus annuus. ск — семенная кожура, *э* — эндосперм, *п* — перисперм.

У большинства двудольных семя ко времени его прорастания содержит в большей или меньшей степени дифференцированный зародыш (рис. 1). Взаимосвязи между его органами устанавливаются еще в эмбриогенезе (Достал, 1956). Видовое многообразие зародышей определяется различиями размеров, степенью сформированности органов, уровнем гистологической дифференциации (в общем соответствующей уровню филогенетической продвинутости). Ко времени прорастания у зародышей большей части видов выражены все первичные ткани или их инициали.

При сильном разнообразии строения у зародышей разных видов наблюдается общая черта — полярность, т. е. существенные различия в размерах и организации частей у корневого и семядольного полюсов. Более развиты семядоли и гипокотиль. У зародышей многих видов (*Agrostemma githago* L., *Brassica juncea* (L.) Czern., *Linum usitatissimum* L., *Datura stramonium* L. и др.) мезофилл семядолей дифференцирован, в нем различаются 2—3 слоя палисадной паренхимы (рис. 1, *5*, *7*). Даже у очень мелких, почти пылевидных семян (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) у зародыша обозначается слой палисадной паренхимы (рис. 1, *8*). У зародышей с недоразвитыми семядолями (*Papaver somniferum* L., *Delphinium ajacis* L., *D. consolida* L., *Nigella damascena* L.) мезофилл недифференцирован (рис. 1, *1*, *3*).

В оси зародыша обозначается первичная кора, облекающая узкий меристематический стержень, который тянется от корневого к семядольному полюсу (рис. 2, *А*). В нем различаются инициали проводящих тканей.

Развитие почечки часто заторможено в связи с преимущественным ростом семядолей и гипокотиля. У некоторых видов почечка представлена лишь конусом нарастания (*Fagopyrum sagittatum* Gilib., *Nigella damascena*, *Myosurus minimus* L. и др.), но чаще содержит 1—2 листовых зачатка. Существенные различия степени сформированности почечки могут быть даже у близкородственных видов, например у клеверов (Ильина, 1977). У бобовых (*Pisum sativum* L., *Arachis hypogaea* L., *Faba vulgaris* Moench.), семядоли которых перестают расти уже у зародыша, почечка хорошо развита, имеет массивный конус нарастания и содержит до 5—8 листьев (рис. 1, *10*).

Зародышевый корень обычно сильно отстает в своем развитии от органов семядольного полюса, нередко он представлен лишь корневой меристемой, целиком одетой корневым чехликом. У некоторых же видов, например *Linum usitatissimum*, он составляет почти половину длины оси зародыша (рис. 1, *7*). По-видимому, в редких случаях у зародыша, кроме первичного корня, начинает формироваться и корневая система: у зародыша *Impatiens parviflora* DC. на гипокотиле образуется до 4—6 придаточных корней почти одинаковой длины с первичным корнем, расположенных в виде мутовки (рис. 1, *9*). У гречихи, тыквы уже у зародышей есть зачатки боковых корней (Карташева, 1968).

Морфологическое расчленение зародыша согласуется с его гистологической дифференциацией. У зародыша с мелкими, слаборазвитыми семядолями и почечкой, как у *Papaver somniferum*, *Anethum graveolens* L., *Nigella damascena*, *Delphinium consolida* (рис. 1, *1—3*), сердцевина обозначается только в узле семядолей, где в ее поперечнике различаются всего 3—4 клетки. У зародышей с более развитой почечкой и семядолями в поперечнике сердцевины в зоне узла насчитывается уже 10—12 клеток и сердцевина формируется по всей длине гипокотиля (*Helianthus annuus* L., *Impatiens parviflora* — рис. 1, *9*, *11*). Однако и при относительно хорошо развитой почечке и семядолях она может ограничиться только узлом семядолей (*Calendula officinalis* L., *Agrostemma githago*, *Brassica juncea*, *Abutilon avicennae* Gaertn. — рис. 1, *5*).

В развитии проводящей системы зародыша отчетливо проявляются полярность и ведущая роль семядольного и корневого полюсов, разных по объему и организации их меристем. Инициали проводящих тканей зародыша обозначаются задолго до достижения им своих окончательных размеров. Объем меристемы семядольного полюса значительно больше, чем объем меристемы противоположного полюса. Кроме меристемы конуса нарастания почечки, первая включает меристему листовых зачатков и обычно еще растущих семядолей. Это, по-видимому, объясняет более высокую степень дифференциации проводящих тканей семядольной области по сравнению с корневой, особенно в узле семядолей.

Ко времени прорастания формирующиеся проводящие ткани семядольной части зародыша представлены следами семядолей в виде чередующихся тяжей флоэмы и экзархной протоксилемы в определенном числе у разных видов (см. рис. 11, Кондратьева-Мельвиль, 1979). У видов с более развитой почечкой, как у некоторых бобовых, в ней и в гипокотиле дифференцируются, кроме следов семядолей, листовые следы. Тяжи флоэмы формируются по всей длине гипокотиля. Они обозначаются и в зародышевом корне у *Datura stramonium* от конуса нарастания корня на расстоянии 70 мкм, у *Linum usitatissimum* — 50—60, *Faba vulgaris* Moench. — 120. Тяжи экзархной протоксилемы неясно видны в гипокотиле и с трудом различаются в зародышевом корне. Формирующиеся в зародышевом корне тяжи флоэмы и радиально чередующиеся с ними тяжи экзархной протоксилемы являются непосредственным продолжением следов семядолей в гипокотиле.

Дифференциация проводящих элементов в зародышевом корне выражена слабее, чем в семядольной части. В центральных клетках меристематического стержня зародышевого корня лишь слабо обозначаются инициали сосудов метаксилемы. Они отличаются от окружающих клеток несколько большими размерами и более слабым окрашиванием.

В корне инициали сосудов экзархной протоксилемы следов семядолей лежат кнаружи от инициалей метаксилемы, т. е. еще у зародыша намечаются характерные особенности первичного анатомического строения корня. Развитие проводящей системы связано с деятельностью меристем противоположных его полюсов. В общем зародыш развивается как единое целое; при его формировании устанавливаются взаимозависимость его частей и корреляции морфологических и анатомических процессов (рис. 2, *А*, *Б*).

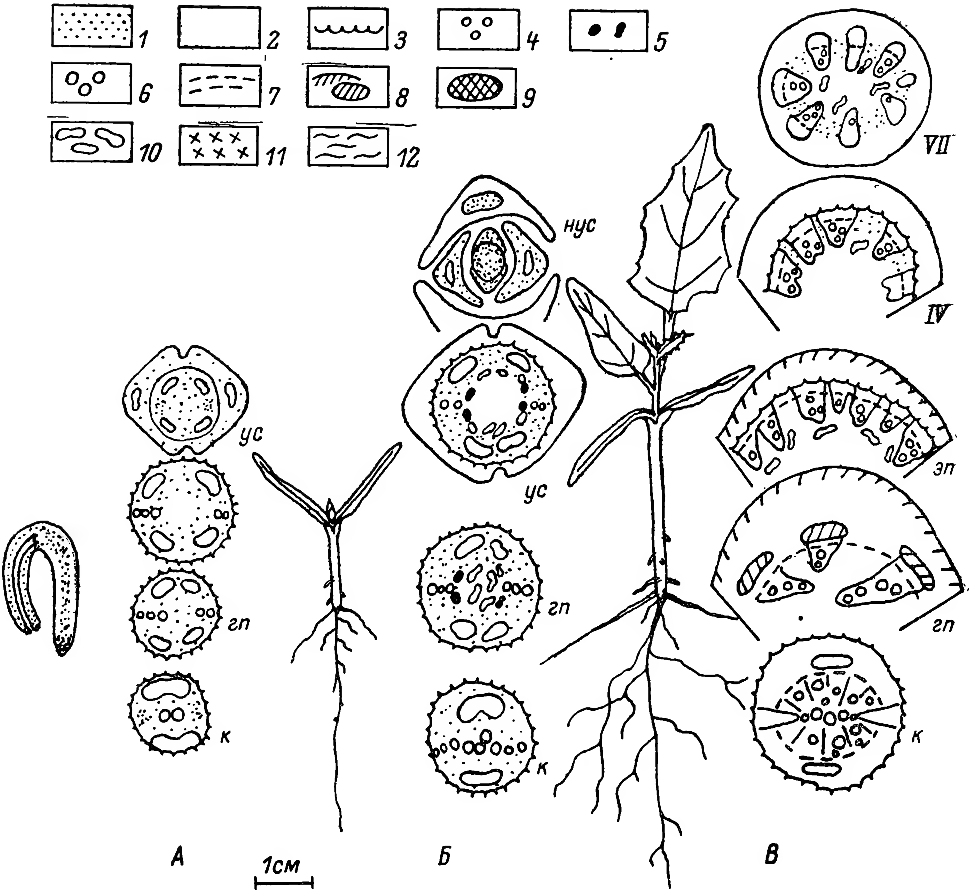


Рис. 2. Строение стебля и корня в онтогенезе *Datura stramonium*.

Фазы развития: *А* — зародыш, *Б* — проросток, *В* — ювенильное растение, *Г* — цветение, *Д* — плодоношение. *нус* — над узлом семядолей, *ус* — узел семядолей, *гп* — гипокстиль, *эп* — эпикотиль, *к* — корень, *цв* — цветонос, *п* — плодоножка. *1* — верхушечная меристема, *2* — флоэма и основная паренхима, *3* — эндодерма, *4* — экзархная протоксилема, *5* — метаксилема следов семядолей, *6* — метаксилема корневого полюса, *7* — камбий, *8* — первичная и вторичная неодревесневшая механическая ткань, *9* — вторичная одревесневшая ксилема и механическая ткань, *10* — внутренняя флоэма, *11* — включенная флоэма, *12* — деформированные ткани.

Степень сформированности зародыша имеет большое значение для прорастания, выживаемости проростков и дальнейшей жизни растения. За период от прорастания до начала репродуктивного органогенеза однолетнее растение проходит разные стадии онтогенетического состояния проростка и ювенильного растения. Каждое из них характеризуется структурными и физиологическими особенностями и может рассматриваться как особая фаза развития или этап онтогенеза. Проросток — как возрастное состояние от прорастания до начала роста побега — характеризуется преимущественным развитием органов, заложившихся в эмбриогенезе главного корня семядолей и гипокотиля. Взаимозависимость развития этих органов при формировании зародыша определяет коррелятивную ритмичность их роста у проростка и соответствующую последовательность развития в нем проводящих тканей.

При прорастании одновременно с ростом главного корня разрастаются гипокотиль и семядоли главным образом за счет увеличения объема клеток. Зависимость между ростом семядолей и гипокотиля определяет тип прорастания: подземный или надземный; у подземнопрорастающих растений рост семядолей замедляется и прекращается еще у зародыша и гипокотиль проростка остается коротким, как у многих бобовых. У *Phaseolus aureus* (Roxb.) Piper. прорастание надземное, но семядоли не разрастаются, а функционируют только как запасающие органы; удлинение главного корня коррелирует с их ранним ростом (Абипов, 1970).

Хотя у зародыша корешок слабо развит, сравнительно с гипокотилем

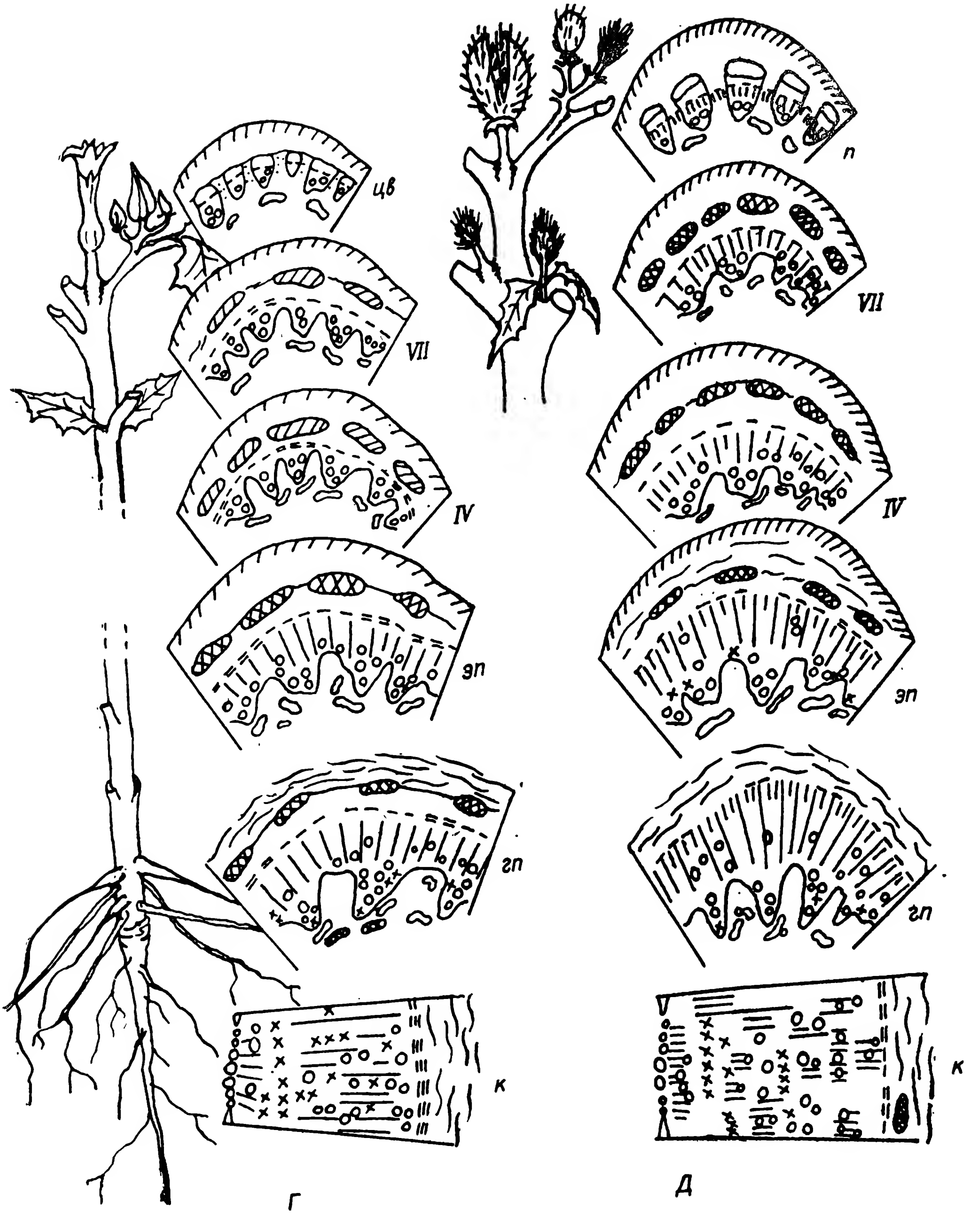


Рис. 2 *(продолжение)*.

рост главного корня проростка опережает рост гипокотиля. В первые же дни после прорастания у проростка сильнее растет главный корень, особенно у подземнопрорастающих видов. Активность меристемы корневого полюса проростка возрастает, и центральные клетки меристематического стержня дифференцируются в членики сосудов метаксилемы по всей длине главного корня. У некоторых видов обычно со слабо развитой почечкой влияние растущего корня распространяется и на гипокотиль; центральные клетки меристематического стержня в нем, так же как в корне, дифференцируются в сосуды метаксилемы в виде корневого следа (см. рис. 11, Кондратьева-Мельвиль, 1979). Гипокотиль этих видов имеет поэтому корневое строение; протяженность корневого следа зависит от глубины сердцевины. При сильном росте главного корня черты корневого строения проявляются даже в эпикотиле, как у гороха, бобов.

Развитие почки проростка продолжает оставаться заторможенным в первые дни жизни, во время разрастания семядолей, гипокотиля и главного корня. Новые листовые зачатки у проростка образуются обычно через несколько дней после начала прорастания, когда замедляется рост гипокотиля и семядолей, но рост главного корня продолжается и у него образуются зачатки боковых корней. В образовании боковых корней важную роль играют вещества, в частности ауксины, поставляемые растущими почками надземных частей растения (Thimann, Skoog, 1934).

Взаимосвязь между заложением листовых зачатков в почке и образованием боковых корней давно замечена разными исследователями у многих видов. Известно также, что чем больше листочков сложного листа у бобовых, тем разветвленнее корневая система. Удаление в почке части листьев или удаление всей почки у проростков разных видов сопровождается, как и у гороха (Достал, 1956), сокращением числа образующихся боковых корней.

В свою очередь при повреждении корневой системы проростка задерживается возникновение новых листовых зачатков: в корне синтезируются различные гормональные вещества, необходимые для развития побегов (Went, 1938; Гупало, 1960; Казарян, 1969, и. др.).

С морфогенезом семядольной части проростка коррелирует и вторичный его рост (см. рис. 11, Кондратьева-Мельвиль; 1979). Он начинается спустя некоторое время после начала прорастания при разрастании семядолей и почки проростка. Камбий появляется сначала в следах семядолей и распространяется вниз по гипокотилю в основание корня. Отрезок времени с момента появления камбия в узле семядолей до начала вторичного роста в корне может исчисляться несколькими днями. Сопряженность процессов морфогенеза еще в эмбриогенезе и согласованность с ними гистогенеза проявляются в том, что к моменту прорастания верхушечная почка проростка далеко продвинута в своем развитии. Это определяет более сильный рост побега и особенно рост корневой системы у подземнопрорастающих видов, а также более интенсивный у них вторичный рост.

Начало роста побега — переломный момент в развитии растения. Рост побега сопровождается существенными изменениями в его облике и анатомическом строении. Усиливается развитие вторичных проводящих тканей, а первичные проводящие ткани гипокотиля разрушаются или видоизменяются (см. рис. 2, Кондратьева-Мельвиль, 1979). На ранних этапах онтогенеза с ростом побега более полно выявляются две взаимодействующие системы — надземная, фотосинтезирующая, и подземная (Гупало, Скрипчинский, 1971). Ритмичность их роста и взаимозависимость процессов морфогенеза отражают сопряженность их развития.

У ювенильного однолетника корневая система сильнее развита, чем побег (рис. 2, *В*); у *Lycopersicon esculentum* Mill., *Impatiens parviflora*, *Faba vulgaris* и других видов побег, удлиняющийся ко времени превращения конуса нарастания в репродуктивный, достигает всего 3—7 см высоты. У растений с розеточным побегом — *Papaver somniferum*, *Brassica juncea* и других — листовую розетку составляют 5—7 мелких листьев, а остальные листья находятся еще в почке. Листовую розетку *Arabidopsis thaliana*, диаметр которой всего 2—3 см, образуют очень мелкие первые листья. Только нижние листья побега близки к своим окончательным размерам, остальные лишь разворачиваются или находятся в почке.

У многих видов первые листья, заложившиеся еще в зародыше или в начале прорастания, заметно отличаются от последующих мелкими размерами, простой формой, короткой продолжительностью роста и жизни. Любой орган растения несет на себе печать условий, которые были при его заложении и развитии (Туманов, Гареев, 1951). Морфобиологические особенности первых листьев, очевидно, определяются своеобразными условиями их развития — конус нарастания почечки у зародыша и проростка мал и недифференцирован, клетки листового зачатка рано взрослеют. Значение имеет и активный в это время рост корневой системы. Недоразвитие первых листьев сильнее выражено у растений с сильным ростом главного корня, например у проростков и ювенильных растений ряда бобовых.

По мере усиления роста побега с формирующимися цветками рост главного корня замедляется. Период минимального укоренения приходится на время максимального увеличения листовой поверхности (Гупало, Скрипчинский, 1971). Усиление листообразования может вызвать задержку роста главного корня вплоть до его остановки (Холодный, 1935, 1939). Рост главного корня

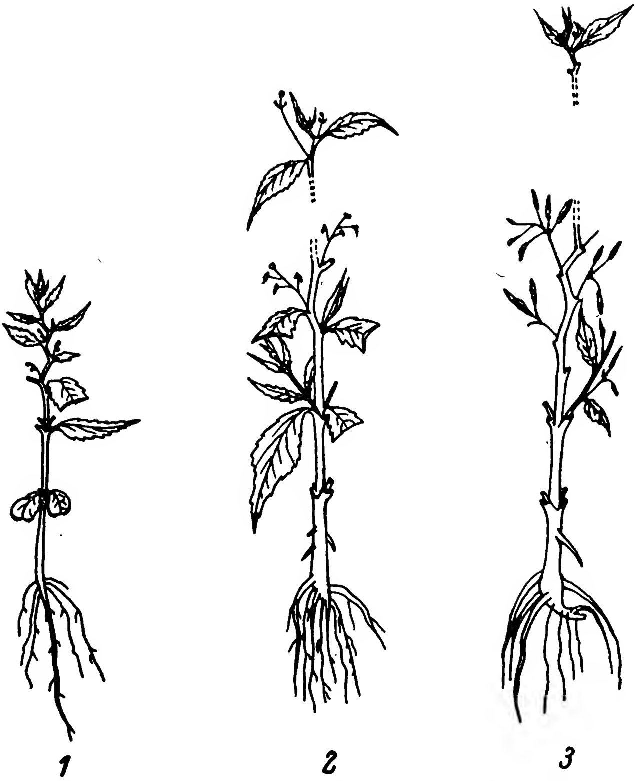


Рис. 3. Замена системы главного корня придаточными (гипокотильными) корнями в онтогенезе *Impatiens parviflora*.

Фазы развития: *1* — бутонизация, *2* — цветение, *3* — плодоношение.

замедляется и при заложении листочков обертки у *Helianthus annuus*, *Calendula officinalis*, *Lactuca sativa*. У *Impatiens parviflora* первоначальная корневая система, состоящая из главного и придаточных корней, заложившихся еще у зародыша, часто полностью отмирает при заложении первого соцветия, что совпадает с отмиранием семядолей и нижних листьев, но к этому времени уже возобновляется образование новых гипокотильных корней (рис. 3, *1—3*).

Рост вегетативных органов происходит и после перехода растения к репродуктивному органогенезу. Деятельность камбия усиливается в начале формирования цветка. Отчетливо выражена при этом согласованность работы камбия и характера роста побега. В фазу скрытой бутонизации во время максимального роста среднеярусных листьев в корне, как и в стебле, имеет место интенсивный прирост вторичных проводящих тканей с большим количеством широкополостных сосудов и ситовидных трубок.

В ходе дальнейшего развития растения по мере замедления роста побега активность камбия ослабевает во всем растении, но сильнее это выражается в корне. В производных камбия уменьшается содержание специализированных проводящих элементов. У всех изученных нами видов особенно снижается прирост флоэмы в корне. За время цветения образуется очень узкая полоса прикамбиальной флоэмы, которая в основном состоит из лубяной паренхимы. Прирост вторичной ксилемы остается сравнительно широким, но также преимущественно образован паренхимой. У некоторых видов на поздних этапах онтогенеза проявляются существенные различия в характере гистогенеза в корне и в побеге. Так, в корне цветущего или плодоносящего растения *Datura stramonium* откладывается не внутренний луб, как в побеге, а включенный луб (рис. 2, *Г*, *Д*; рис. 4). Он образуется в участках раздревесневшей или неодревесневшей вторичной ксилемы путем их меристематизации с последующим делением клеток древесинной паренхимы. В однолетнем, как и в многолетнем корне плодоносящего растения *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. форми-

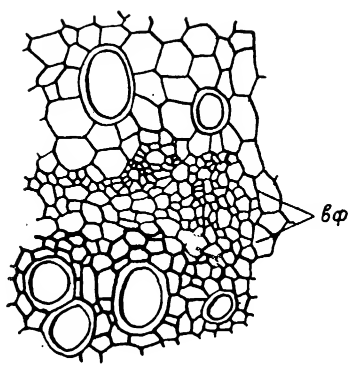


Рис. 4. Включенная флоэма (*вф*) во вторичной ксилеме корня *Datura stramonium*.

руются многорядные, чередующиеся с вторичной ксилемой слои пробки, тогда как в побеге (в подземной его части) в это время образуется многорядная полидерма (Водолазский, 1976).

У цветущего и особенно плодоносящего растения в основании стебля и корня обычно в поздние этапы онтогенеза образуется многорядная камбиальная зона. В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1932) характеризуют камбий как ткань, не имеющую заранее направленной дифференциации. Ее клетки превращаются в элементы ксилемы или флоэмы под влиянием стимулов, исходящих от листа или ветки. При замедлении и прекращении роста вегетативных органов (в данном случае — нижних листьев), по-видимому, ослабевает взаимодействие побега и корня, а также импульс, стимулирующий работу камбия, и широкая отложенная к этому времени многорядная ткань представляет собой слабодифференцированные камбиальные производные. Можно считать, что в поздние этапы онтогенеза влияние побега на деятельность камбия в корне ослабевает.

Продолжительность и интенсивность вторичного роста у изученных видов различны в зависимости от их морфобиологических особенностей и условий произрастания. У *Papaver somniferum*, *Nigella damascena*, *Delphinium ajacis*, *D. consolida* деятельность камбия в стебле и корне замедляется уже во время бутонизации. У дельфиниумов камбий в корне исчезает раньше, чем в стебле, а у мака и у куколя камбий в корне задерживается дольше, чем в стебле. У некоторых видов (*Calendula officinalis*, *Datura stramonium*, *Faba vulgaris*, *Lycopersicon esculentum*) вторичное утолщение и в стебле, и в корне продолжается вплоть до созревания плодов. В главном и боковых корнях травянистых многолетников структурные изменения тесно связаны с деятельностью меристемы и онтогенетическим состоянием растения, но зависят также от воздействия внешней среды (Таршис, 1977).

Во время цветения и плодоношения (особенно при созревании семян) возрастают структурные изменения тканей. В созревающих семенах, как и в старых листьях, накапливаются вещества, ускоряющие старение клетки (Молотковский, 1961; Леопольд, 1968; Гупало, Скрипчинский, 1971; Либберт, 1976, и др.). Во всем растении усиливается одревеснение паренхимных тканей, сосуды закупориваются. Прирост флоэмы становится очень незначительным или отсутствует. Возрастные изменения флоэмы в корне часто сильнее выражены, чем в стебле. Клетки лубяной паренхимы сильно разрастаются и утрачивают протопласт, ситовидные трубки облитерируются или же видоизменяются, превращаясь в одревесневшую механическую ткань, и большая часть флоэмы становится непроводящей (см. рис. 3, *Г*, *Д*, Кондратьева-Мельвиль, 1979).

Усиление и распространение процессов старения тканей при отсутствии у растения функционирующих меристем и растущих органов приводят к его отмиранию. Завершение жизни растения связано с наступлением у него определенного соотношения физиологически инертных и молодых, новообразованных структур. У однолетних двудольных продолжительность жизни может быть разной в зависимости от морфобиологических особенностей. При этом имеют значение длительность существования деятельных верхушечных или боковых меристем, растущих вегетативных или репродуктивных органов (в частности, плодов в начале их формирования), соотношение периодов вегетативного и репродуктивного развития. Среди изученных нами растений наиболее короткая жизнь у тех видов, деятельность камбия которых затухает в корне и побеге вскоре после образования терминального цветка, как у *Papaver somniferum*. Более продолжительная жизнь у симподиально нарастающих видов, например у пасленовых. Возникающие на осях последующих порядков верхушечные меристемы и молодые растущие органы поддерживают в них и во всем растении деятельность камбия и оказывают омолаживающее действие на ткани более взрослых, ранее возникших органов, в том числе и в корнях. В растущем побеге и в корне, например у *Datura stramonium* (рис. 2, *Г*, *Д*), вторичный рост, хотя и прерывистый, происходит у цветущего и плодоносящего растения в более взрослых его частях. Сравнительно слабое одревеснение вторичных тканей, по-видимому, связано с усилением развития на поздних этапах онтогенеза внутреннего и включенного луба (рис. 2, *Г*, *Д*; рис. 4).

Продолжительность жизни растения во многом зависит от развития его корневой системы, в частности боковых корней. Активный рост корней способствует задержке старения растения (Казарян, 1959; Михайловская, 1961; Молотковский, 1961). Большое значение при этом имеет взаимодействие надземной части растения и корневой системы (Гупало, Скрипчинский, 1971).

В этой связи особую важность имеет образование очагов меристемы при заложении на гипокотиле и в главном корне придаточных корней. Зачатки придаточных корней возникают в разных меристемах и в потенциально меристематических тканях — паренхиме, по своей природе готовой к меристематизации (Радкевич, 1928). Придаточные корни образуются в разное время жизни растения. Например, у *Impatiens parviflora* они закладываются уже в зародыше, но чаще образуются на более поздних этапах онтогенеза — у цветущего и плодоносящего растения. Их образование обычно связано с нарушением определенной нормы отношений между органами или их частями: при переходе растения к репродуктивному органогенезу, при остановке роста корня, отмирании семядолей или первых листьев, разрушении тканей. Последнее сопровождается дегенерацией ядер и обогащением корня или гипокотиля нуклеиновыми кислотами и последующим образованием очагов меристемы, дающих придаточные корни (Сабинин, 1957).

Придаточные корни специализированы по своему строению и функциям (Валиханов, 1969; Кондратьева-Мельвиль, Водолазский, 1976; Баранов, 1979). На корневой шейке и на тонких боковых корнях обычно образуются всасывающие диархные корни первичного строения. На гипокотиле и в нижних метамерах чаще возникают толстые запасающие или опорные полиархные придаточные корни с паренхимой в центре, ближе к кончику корня они тоньше и становятся тетрархными, а затем диархными. Гистогенез этих корней зависит от физиологического состояния растения: у плодоносящего растения *I. parviflora* камбий даже в молодых придаточных корнях работает, как в старых, образуя главным образом быстро одревесневающие волокна.

Придаточные, особенно всасывающие, корни недолговечны. Утрата этих корней компенсируется повторно возникающими придаточными корнями на главном, боковых корнях и на гипокотиле.

Кроме своей прямой, физиологической роли, придаточные корни, так же как и боковые, оказывают омолаживающее действие на корневую систему и на растение в целом. Зачатки этих корней в виде очагов меристемы, повторно возникающие в тканях растения, имеют важное биологическое значение как источник физиологически активных веществ.

Образование придаточных корней при определенном онтогенетическом состоянии растения, разнообразие их строения и функций в зависимости от времени и места заложения, высокая морфофункциональная специализация свидетельствуют о глубокой внутренней связи подземных и надземных частей растения.

Изучение морфогенеза ряда однолетних двудольных растений выявило многообразные, специфические для определенного возрастного состояния формы взаимосвязей в развитии подземных и надземных органов и корреляции между морфологическими и анатомическими процессами.

На ранних этапах онтогенеза — при формировании зародыша и проростка — отчетливо проявляется целостность организма — взаимозависимость развития органов растения, их частей и согласованность в них морфо- и гистогенеза.

После перехода растения к репродуктивному органогенезу (особенно во время созревания семян) снижается влияние побега на развитие вторичных проводящих тканей корня и возрастает относительная независимость развития корневой системы.

ЛИТЕРАТУРА

Абипов К. Строение зародыша и проростка трех подвидов *Phaseolus aureus* (Roxb.) Piper. — Вестн. ЛГУ, 1970, сер. биол., № 15, вып. 3, с. 45—55. — *Александров В. Г.*, *Александрова О. Г.* О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1932, сер. 3, № 2, с. 3—109. — *Баранов М. П.* Строение придаточных корней некоторых травянистых двудольных растений и влияние их развития на строение корневища: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1979. 22 с. — *Бекетов А. Н.* О морфологических отношениях листовых частей между собою и со стеблем. — Журн. Мин-ва народн. просв. СПб., 1858, т. 97, № 2, с. 127—194. — *Валиханов М.* О вегетативном размножении маральего корня. — Докл. АН УзССР, 1969, № 6, с. 58—60. — *Водолазский Л. Е.* Развитие структуры травянистого многолетника *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. и полукустарничка *Ch. angustissimum* (Hauss.) Sosn. в онтогенезе: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1976. 16 с. — *Гупало П. И.* О специфическом значении корней для роста надземной части растений. — Физиол. раст., 1960, т. 7, вып. 6, с. 715—723. — *Гупало П. И.*, *Скрипчинский В. В.* Физиология индивидуального развития растений. М.: Колос, 1971. 219 с. — *Достал Р.* Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений. — Физиол. раст., 1956, т. 3, № 4, с. 355—367. — *Ибраева Г. Б.* Морфологическое и анатомическое строение листового и спаржевого салата. — Вестн. ЛГУ, 1968, № 15, сер. биол., вып. 3, с. 58—65. — *Ильина Е. Я.* Сравнительная характеристика морфологии семян некоторых видов рода *Trifolium* L. Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск: Изд-во Ур. гос. ун-та, 1977. 128 с. — *Казарян В. О.* Старение высших растений. М.: Наука, 1959. 312 с. — *Казарян В. О.* Физиологические основы онтогенеза растений. М.: Мир, 1969. 347 с. — *Карташева З. П.* Строение зародыша и проростков культурной и дикой гречихи. — Вестн. ЛГУ, 1968, № 15, сер. биол., вып. 3, с. 66—76. — *Кондратьева-Мельвиль Е. А.* Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения. — Тр. Лен. об-ва естествоисп., 1979, Л.: Изд-во ЛГУ, т. 74, вып. 3. 116 с. — *Кондратьева-Мельвиль Е. А.*, *Водолазский Л. Е.* О взаимосвязи в развитии корневой системы и надземной части растений. — Вестн. ЛГУ, 1976, сер. биол., № 9, с. 57—62. — *Леопольд А.* Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968. 489 с. — *Либберт Э.* Физиология растений. М.: Мир, 1976. 580 с. — *Михайловская И. С.* Формирование внутренней структуры корней у травянистых бобовых растений. — В кн.: Морфогенез растения. Т. 1. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1961, с. 639—643. — *Молотковский Г. Х.* Полярность развития растений. Львов: Изд-во Львовск. гос. ун-та, 1961. 260 с. — *Радкевич О. Н.* Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии. — Изв. Гл. бот. сада, 1928, т. 27, № 4, с. 420—450. — *Сабинин Д. А.* О ритмичности строения и роста растений. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 7, с. 991—1010. — *Таршис Г. И.* О некоторых закономерностях морфогенеза подземных органов травянистых многолетников.— В кн.: Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск: Изд-во Ур. гос. ун-та, 1977, с. 103—112. — *Туманов И. И.*, *Гареев Э. З.* Влияние органов плодоношения на материнское растение. — Тр. Ин-та физиол. раст., 1951, т. 7, № 2, с. 22—108. — *Холодный Н. Г.* Проблема роста в современной физиологии растений. — Усп. соврем. биол., 1935, т. 4, № 6, с. 438—454. — *Холодный Н. Г.* Фитогормоны. Киев, 1939. 263 с. — *Thimann K.*, *Skoog F.* On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba*. — Proc. Roy. Soc. London, 1934, N 114, p. 317—339. — *Went F. W.* Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. — Plant. Physiol., 1938, vol. 13, N 1, p. 53—80.

Ленинград. Получено 11 III 1985.

SUMMARY

Correlations in the development of plant organs are seen at all stages of ontogeny each of which is characterized by specific morpho-physiological features. The coordination of the development of underground and aboveground organs is determined by the rhythmicity of their growth and is revealed by the interdependency of leaf and lateral root formation, correlative intensification, decrease or cessation of the growth of the main, lateral and adventitious roots. The clear interdependency of morphogenesis and histogenesis of shoot and root system is observed at the early stages of ontogeny. The late stages are characterized by the weakened influence of the shoot on the histogenesis of the root secondary vascular tissues and by the increased relative independence of root system.

УДК 581.8 : 665.347.4

Т. М. Дюгаева

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ УЗЛА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SALVIA* (*LAMIACEAE*) И ЗНАЧЕНИЕ ЕГО ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

T. M. DYUGAEVA. THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THE NODE IN SOME SPECIES OF THE GENUS *SALVIA* (*LAMIACEAE*) AND ITS IMPORTANCE FOR THE SYSTEMATICS

Изучено анатомическое строение междоузлия и узла у 7 видов рода *Salvia*. По строению узла исследованные виды распределились на группы, соответствующие их систематической принадлежности к разным подродам. Наиболее примитивными признаками строения узла характеризуется секция *Plethiosphace* подрода *Sclarea*. В строении междоузлия выявлены особенности, которые могут учитываться при анатомической характеристике отдельных видов.

Анатомия узлов привлекает внимание многих исследователей. Литература по этому вопросу довольно обширна и включает работы по нодальной анатомии разных семейств.

В начале изучения строения узла исследователей интересовал только такой крупный таксон, как семейство. E. W. Sinnott (1914) и его школа обращали внимание в основном на число лакун и листовых пучков в узле. Эта методика позволила Sinnott сделать вывод о том, что строение узла специфично для каждого семейства двудольных.

Более детальное изучение узлов делает возможным и более широкое применение нодальной анатомии в целях таксономии. Необходимо также обращать внимание на протяженность пучков листового следа в стебле и быстроту образования сложных пучков. Именно такие особенности в строении узла предлагает исследовать С. Ф. Завалишина (1966).

Наши исследования узлов у представителей сем. *Lamiaceae* (Дюгаева, 1976) также показали возможность использования признаков анатомического строения узла при решении вопросов таксономии и выяснении эволюционных отношений между родами и видами. Изучение узлов рода *Swertia* позволило Л. К. Шабес (1966а, б) не только говорить о резких различиях в строении узла у родов *Swertia*, *Lomatogonium* и *Gentiana*, но и установить, что каждой секции рода *Swertia* свойствен свой особый тип узла.

Целью настоящей работы являются исследование анатомического строения узла у 7 видов рода *Salvia* и выявление признаков, которые могут быть использованы в его систематике и филогении.

Виды этого крупного рода в последние годы довольно интенсивно изучают с целью поиска новых лекарственных, эфирно-масличных и декоративных растений (Бодруг, 1970; Вичканова и др., 1974; Патудин и др., 1976), установления числа хромосом (Чуксанова, Капланбекова, 1971; Gill, 1971; Патудин и др., 1975). Имеются работы по таксономии рода (Hedge, 1957, 1959, 1960, 1972; El-Gazzar e. a., 1968; Махмедов, 1981). Ведутся и анатомические исследования (Wojciechowska, 1958; Sen, 1961; Шевченко, Денисова, 1970; Ниязов, Ходжиматов, 1976; Bokhari, Hedge, 1977; Sharma, Some, 1982). Однако работ по анатомии узла в доступной нам литературе мы не обнаружили.

Материал и методы исследования

Изучено анатомическое строение узла и междоузлия у следующих видов рода *Salvia*.[1]

Подрод *Sclarea* (Moench) Benth.

Секция *Aethiopis* Benth.

S. sclarea L.

Секция *Plethiosphace* Benth., *S. pratensis* L., *S. stepposa* Shost., *S. nutans* L., *S. tesquicola* Klok. et Pobed.

Подрод *Jungia* (Moench) Briq. *S. splendens* Ker-Gawl.

Подрод *Covola* Medik. *S. verticillata* L.

У *S. sclarea* изучены культурная форма (из Крыма) и дикорастущая (из Таджикистана). Материал фиксировали в 70°-ном спирте.

Строение стебля исследовали на поперечных срезах узла и междоузлия в средней части. Производили серии последовательных срезов через узлы хорошо развитых листьев. Срезы делали сверху вниз, т. е. по ходу пучков из листа в стебель. Мы приняли методику изучения узлов, которая предложена А. Грави в его работе «Теория листовых следов» (Александров, 1938) и применена в работах Завалишиной (1947, 1966) и Шабес (1966а, б, 1976). Под листовым следом понимается совокупность пучков, спускающихся из листа в стебель до момента слияния их с пучками, имеющимися в стебле. Пучки, полученные в результате слияния, Грави называет симподиальными, или сложными. Чтобы легче различать на рисунке симподиальные и листовые пучки, при зарисовке поперечных срезов стебля пучки листового следа покрывали тушью полностью, а у симподиальных пучков обводили только контуры.

Из большого числа срезов для зарисовки отбирали самые основные, показывающие последовательные изменения в строении узла.

Результаты исследований и их обсуждение

Чтобы исследовать строение узла, надо знать строение междоузлия, поэтому мы начали с изучения стебля в области междоузлия. Однако так как многое в строении междоузлия становится ясным только после изучения узла, то к междоузлию будем возвращаться и при характеристике узлов.

Строение междоузлия (рис. 1—4). При анализе поперечных срезов через середину междоузлия в средней части стебля обращали внимание на следующие особенности: 1) расположение проводящей системы, 2) расположение и форму участков колленхимы, 3) наличие или отсутствие полости, 4) развитие волокон перицикла, 5) форму и локализацию кристаллов.

Основную роль в анатомическом строении стебля играет расположение проводящей системы (Радкевич, 1928; Анели, 1962). У исследованных видов рода *Salvia* в ребрах стебля располагаются 4 крупных симподиальных пучка (рис. 1—4). Они соединены полоской одревесневших толстостенных клеток, на поперечных срезах похожих на волокна либриформа. J. Briquet (1897) такие полоски называет «Interfascicularbogen», т. е. межпучковыми дугами. По мнению О. Н. Радкевич (1928), это одревесневшие участки сердцевинных лучей, образующиеся благодаря деятельности межпучкового камбия. В межпучковых дугах (рис. 1, 4) располагаются от 1 до 6 пучков листового следа. Наибольшее число таких пучков наблюдается у видов подрода *Sclarea* (рис. 1, 2, 4). У большинства видов симподиальные пучки расчленены в области флоэмы, а у *S. pratensis*, *S. stepposa* и *S. tesquicola* (секция *Plethiosphace* подрода *Sclarea*, рис. 1, *1—3*) они еще и асимметричны из-за того, что окончательное присоединение к ним проводящих элементов листа задерживается и происходит ниже (в следующем междоузлии).

Под эпидермой стебля располагается уголковая колленхима. У представителей подрода *Sclarea* (рис. 1, 2) и подрода *Covola* (рис. 3, *2*) мощные скопления этой ткани находятся только в ребрах. По граням они соединены полосками хлоренхимы (рис. 4). В стебле же *S. splendens* (подрод *Jungia*) дуговидные участки

---

[1] Названия видов, подродов и секций даны по Е. Г. Победимовой (1978).

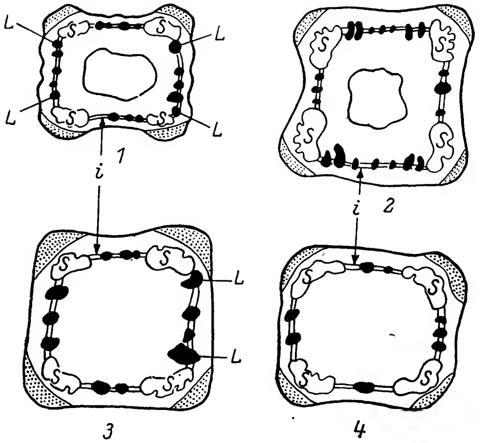


Рис. 1. Поперечные срезы междоузлия видов секции *Plethiosphace* подрода *Sclarea*.

1 — *Salvia pratensis*, *2* — *S. stepposa*, *3* — *S. tesquicola*, *4* — *S. nutans*. У симподиальных пучков S обведены контуры, пучки листового следа закрашены полностью, *точками* показана колленхима; *L* — пучки листа, которые присоединятся к симподиальным в следующем междоузлии; *i* — межпучковые дуги.

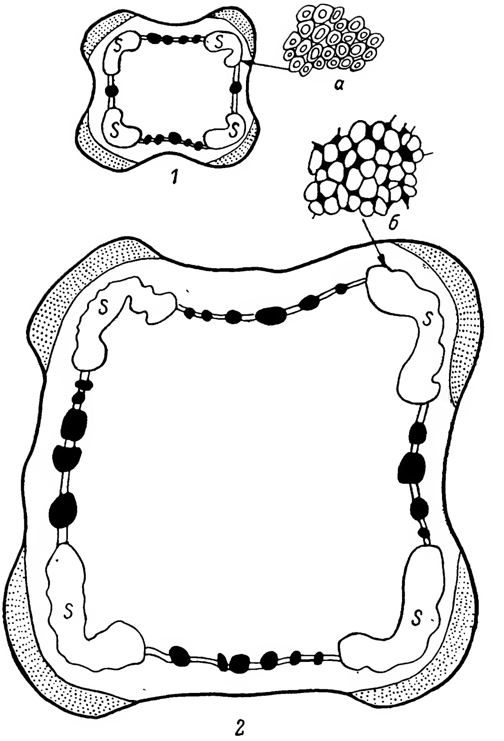


Рис. 2. Поперечные срезы междоузлия *Salvia sclarea*.

1 — дикорастущая форма, *2* — культурная форма; *а* — волокна над проводящими пучками, *б* — клетки колленхимы над проводящими пучками; остальные обозначения, как на рис. 1.

колленхимы в 2—3 ряда клеток имеются и по граням над проводящими пучками, в межпучковых дугах (рис. 3, *1*), а хлоренхима располагается под всеми тяжами колленхимы, образуя сплошное кольцо.

Три вида — *S. pratensis*, *S. stepposa* и *S. splendens* — из изученных семи характеризуются наличием в стебле полости.

У всех видов над проводящими пучками стебля имеются хорошо развитые волокна, но сравнение стеблей дикорастущей и культурной форм *S. sclarea* по этому признаку выявляет некоторые различия. В стебле дикорастущей формы волокна хорошо развиты и в средней, и в верхней зонах, утолщения значительны (рис. 2, *1*, *а*). У культурной же формы в молодых стеблях над крупными и мелкими пучками располагаются клетки колленхимы (рис. 2, *2*, *б*). Затем можно наблюдать переходы от колленхимных клеток к настоящим волокнам, но и у типичных волокон оболочка тоньше, чем в стебле дикорастущей формы.

Отложения кристаллов оксалата кальция происходят в сердцевине стебля многих видов губоцветных (El-Gazzar, Watson, 1970). Поскольку форма и локализация кристаллов часто видоспецифичны, их можно использовать для таксономической классификации (Küster, 1956, цит. по: Эзау, 1980). У исследуемых нами видов выявились кристаллические включения в стебле *S. splendens* (рис. 3, *1*, *а*) и *S. verticillata* (рис. 3, *2*, *б*), причем рафиды обнаружены только у *S. splendens*.

Строение узла. При изучении узлов обращали внимание на следующие признаки: 1) число лакун, 2) число пучков листового следа, 3) протяженность листового следа, 4) скорость включения проводящих пучков пазушной почки и листа в лакуну и быстроту образования симподиальных пучков.

По строению узла исследованные виды распределились на группы, соответствующие их систематической принадлежности к разным подродам рода *Salvia*.

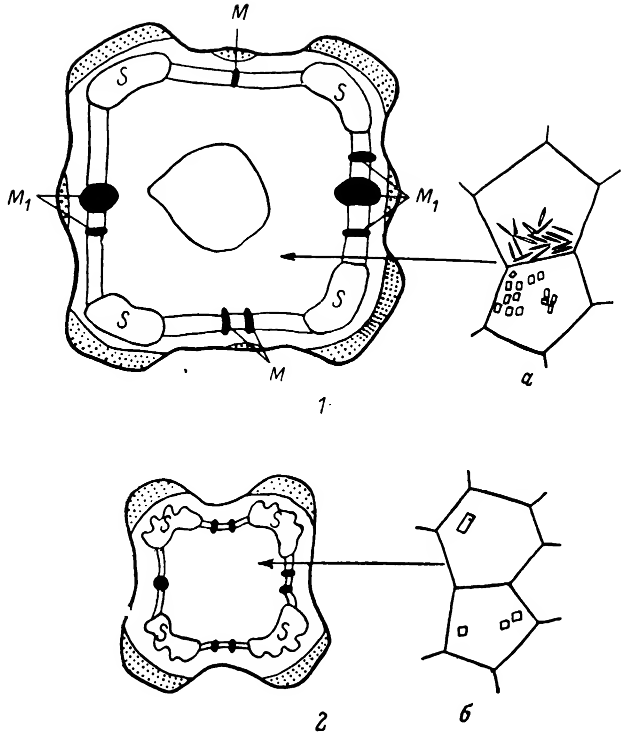


Рис. 3. Поперечные срезы междоузлия видов подродов *Jungia* и *Covola*.

1 — *Salvia splendens*, 2 — *S. verticillata*; *а*, *б* — клетки сердцевины с призматическими и игольчатыми кристаллами. *М* — пучки листового следа, идущие во второе междоузлие, M_1 — пучки листового следа, идущие в первое междоузлие.

Самая многочисленная группа представлена видами *S. pratensis*, *S. tesquicola*, *S. nutans* и *S. sclarea* из подрода *Sclarea*. Строение узла у видов этой группы показано на примере узла *S. pratensis* (рис. 5). На срезах в верхних уровнях узла (рис. 5, *1*) мы видим поперечный срез междоузлия, пазушных почек и черешков. Ниже в узле происходит образование лакун в результате паренхиматизации межпучковых дуг в средней части (рис. 5, *2*). Так как листья супротивные, в узле мы наблюдаем включение проводящих пучков от двух листьев. Иногда это происходит одновременно, и с двух сторон имеет место совершенно одинаковая картина, но довольно часто синхронность нарушается в результате неодновременного включения проводящих элементов.

При возникновении лакун кольцо проводящих пучков пазушной почки разрывается с каждой стороны на два участка, которые направляются к лакунам (рис. 5, *3*). Далее пучки пазушной почки присоединяются к симподиальным пучкам стебля (рис. 5, *4*), а к лакуне приближаются пучки листа. При этом мелкие пучки черешка (пучки крыльев и на границе с крыльями) сливаются между собой, а иногда и с центральными пучками (рис. 5, *4*, *5*). В нижних уровнях узла пучки листа входят в лакуну и бо́льшая часть проводящих элементов начинает присоединяться к симподиальным пучкам стебля (рис. 5, *6*). Однако в узле это присоединение не завершается полностью. Часть проводящих элементов образует пучки в непосредственной близости от симподиальных (см. рис. 1, *1*, *3*; 4), поэтому на срезах междоузлия симподиальные пучки асимметричны, стороны их, обращенные к межпучковым дугам, где происходило образование лакун, еще не «достроены». Срединный пучок *М* остается в межпучковых дугах, но в дальнейшем дробится, и уже в междоузлии образуется несколько пучков. Если же срединного пучка в начале узла нет (рис. 5, *1—5*), то в процессе присоединения пучков листа отщепляется часть элементов и такие пучки (иногда два) образуются (рис. 5, *6*), поэтому в междоузлии мы и видим в межпучковых дугах цепочку проводящих пучков разной величины (рис. 1, 2),

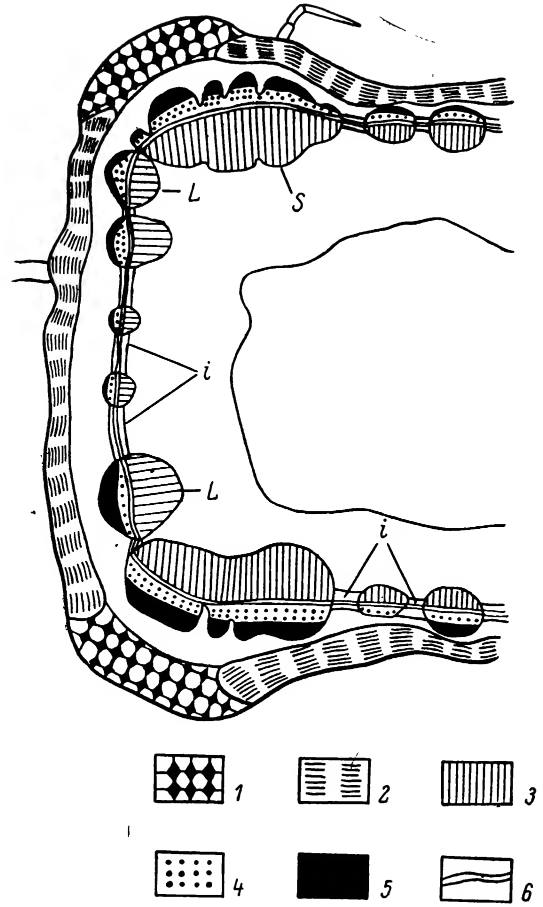


Рис. 4. Часть поперечного среза через междоузлие *Salvia pratensis*.

1 — колленхима, 2 — хлоренхима, 3 — ксилема, 4 — флоэма, 5 — склеренхима, 6 — камбий; остальные обозначения, как на рис. 1.

причем там, где только что произошло включение проводящей системы пазушной почки и листа, пучков всегда больше.

Таким образом, узел у видов подрода *Sclarea* однолакунный. Образование симподиальных пучков происходит очень медленно, а у видов секции *Plethiosphace* оно даже продолжается в следующем междоузлии. Для пучков листового следа, сохраняющихся в межпучковых дугах, характерно дробление, поэтому их число варьирует от 1 до 6.

В узле *S. verticillata*, представителя подрода *Covola*, наблюдается такая же последовательность включения проводящих элементов пазушной почки и листа, что и у вышерассмотренных видов (рис. 6). Сначала к симподиям также присоединяются пучки пазушной почки, а затем в лакуну включаются пучки листа (рис. 6, *2*). При движении к лакуне мелкие боковые пучки листа сливаются между собой, а крупный центральный дробится. Основная масса проводящих элементов листа присоединяется к симподиальным пучкам стебля, а небольшие срединные участки M_1 образуют один или два проводящих пучка в межпучковых дугах, где произошло включение. В соседних дугах идет дробление единственного пучка (рис. 6, *1*) на два (рис. 6, *2*). Если в дугах в начале узла не один, а два пучка, то после дробления соответственно образуются 3—4. Эти пучки приближаются к симподиям (рис. 6, *2*), становятся малозаметными. Иногда они присоединяются к симподиальным пучкам, а в межпучковой дуге остается небольшое число отделившихся от них проводящих элементов, образующих 1—2 проводящих пучка меньшего размера. Возможен и иной вариант — проводящие пучки в дугах (пучки листового следа) полностью присоединяются

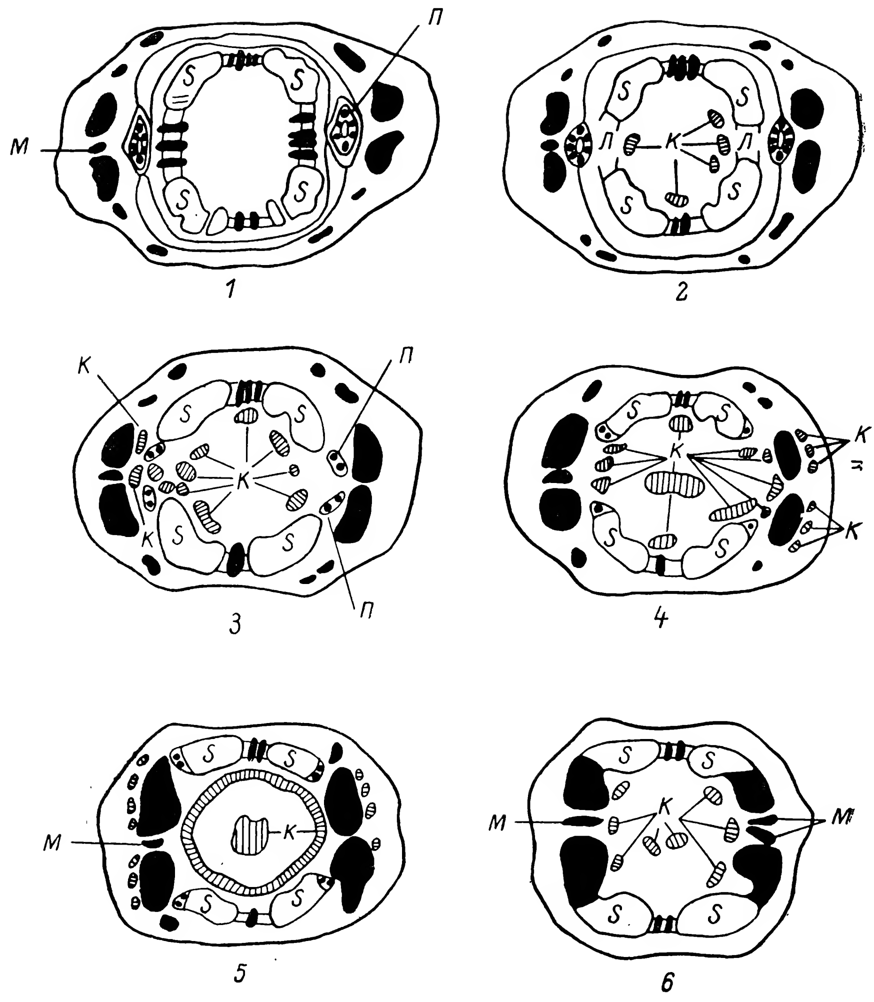


Рис. 5. Узел *Salvia pratensis*.

1 — поперечный срез в начале узла, *2* — образование лакун, *3* — включение в лакуну пучков пазушной почки, *4* — к лакуне приближаются пучки листа, *5* — включение в лакуну пучков листа, *6* — присоединение пучков листа к симподиальным пучкам стебля, начало перехода к структуре междоузлия. *П* — пазушная почка, проводящая система показана зачерненными кружочками; *Л* — лакуны, *К* — скопления каменистых клеток, *М* — срединный пучок листового следа; остальные обозначения, как на рис. 1.

к симподиям. В таком случае протяженность листового следа уменьшается до одного междоузлия.

Следовательно, узел у *S. verticillata* также однолакунный, но образование симподиальных пучков происходит быстрее, чем у видов подрода *Sclarea*. Оно завершается в узле. Уменьшается и число пучков листового следа. Их обычно 1—2, причем в первом междоузлии они хорошо выражены, во втором же становятся мельче, а иногда и отсутствуют, т. е. у *S. verticillata* наблюдается тенденция не только к уменьшению количества пучков листового следа, но и к сокращению его протяженности.

В узле *S. splendens* (подрод *Jungia*) в лакуну включаются также сначала пучки пазушной почки (рис. 7, *1*). Они образуют дугу, концы которой упираются в симподиальные пучки стебля. Сохраняется дуга довольно долго. Затем она разрывается на два участка, которые присоединяются к симподиям, часто неодновременно (рис. 7, *2*).

Пучки листа направляются в лакуну в горизонтальном положении. Это связано с тем, что черешок прикрепляется к стеблю почти под прямым углом. При включении в лакуну происходит слияние пучков листа между собой. На рис. 7, *2* пучки, которые в дальнейшем сольются, обведены пунктирной линией. В результате формируются три участка проводящих элементов

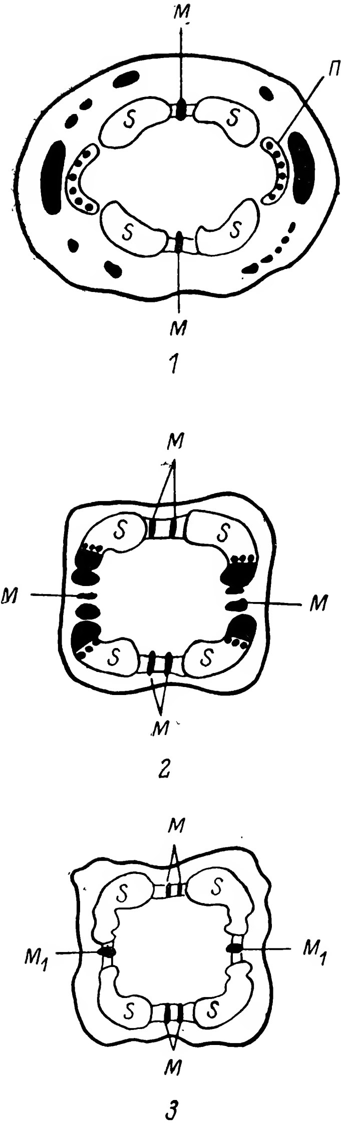


Рис. 6. Узел *Salvia verticillata*.

1 — образовались лакуны, начинается включение пучков пазушной почки, к лакунам приближаются пучки листа; *2* — пучки пазушной почки присоединились к симподиальным, в лакуны включаются пучки листа, в межпучковых дугах происходит дробление пучка; *3* — закончилось образование симподиальных пучков, сформирована структура междоузлия. *М* — пучки листового следа от предыдущей пары листьев, M_1 — то же от листьев данного узла; остальные обозначения, как на рис. 1.

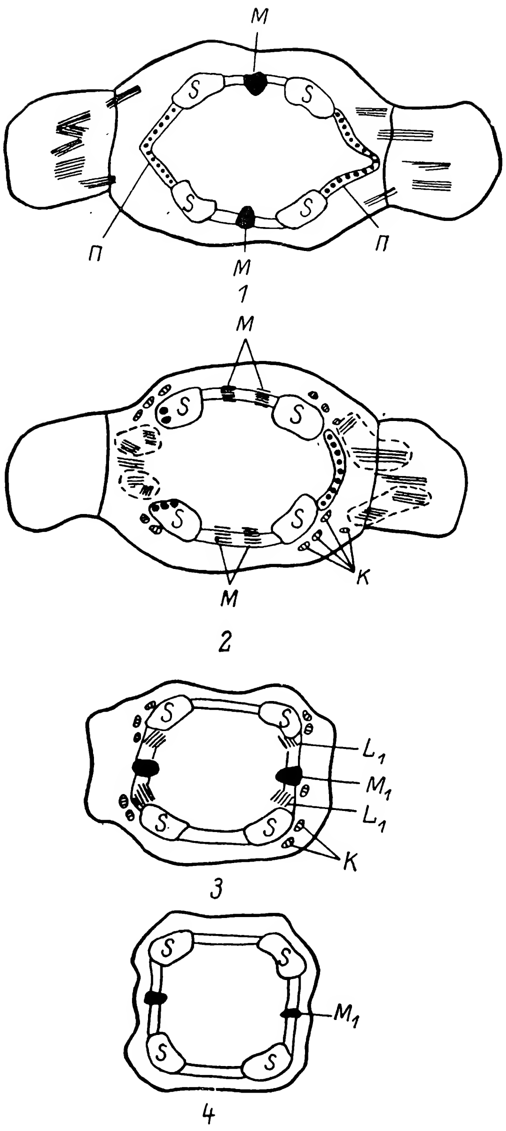


Рис. 7. Узел *Salvia splendens*.

1 — в лакунах пучки пазушной почки; *2* — пучки пазушной почки присоединяются к симподиальным пучкам (неодновременно), в лакуну включаются пучки листа, в межпучковых дугах расщепляются пучки листового следа от предыдущей пары листьев; *3* — присоединение пучков листа к симподиальным пучкам стебля; *4* — переход к структуре междоузлия. L_1 — пучки листа, которые присоединяются к симподиям; остальные обозначения, как на рис. 1, 5, 6.

(рис. 7, *3*). Центральный из них M_1 быстро занимает вертикальное положение и дает крупный пучок в межпучковой дуге. Иногда около него образуются еще один-два очень мелких пучка, хорошо заметных уже в междоузлии (см. рис. 3, *1*). Боковые участки L_1 направляются в горизонтальном положении к симподиальным пучкам и присоединяются к ним. Формирование симподиев идет быстро, уже в нижних уровнях узла они хорошо оформлены, симметричны и компактны (рис. 7, *4*). Изменения происходят и в тех межпучковых дугах, где не было образования лакун. Здесь довольно крупный и хорошо выраженный пучок листового следа *М* расщепляется на два, которые направляются к симподиям (рис. 7, *2*) и присоединяются к ним. При расщеплении проводящие элементы занимают горизонтальное положение, и это так отчетливо видно, что можно определить тип сосудов. Иногда не все элементы присоединяются к симподиям, и тогда в межпучковых дугах остаются очень узкие проводящие пучки (рис. 3, *1*). Описанные изменения можно рассматривать как своеобразную подготовку к образованию лакун в следующем узле.

Сравнивая узел *S. splendens* (подрод *Jungia*) с узлами вышерассмотренных видов, можно выявить черты сходства и различия. Сходство и с представителями подрода *Sclarea*, и с представителем подрода *Covola* проявляется в одинаковом числе лакун и в одинаковой последовательности включения в лакуны проводящих элементов пазушной почки и листа. Быстрое включение пучков листа в лакуну и окончательное оформление симподиальных пучков в узле сближают *S. splendens* с *S. verticillata* и резко отличают от видов подрода *Sclarea*. В узлах *S. splendens* и *S. verticillata* происходят сходные изменения в межпучковых дугах, где не образуются лакуны. Общей для них является и тенденция к уменьшению числа пучков листового следа и сокращению его протяженности, отмеченная выше для узла *S. verticillata*. Длительное же сохранение в узле *S. splendens* дуги из проводящих элементов пазушной почки, а также горизонтальное положение проводящих элементов листа при включении их в лакуну и при расщеплении пучков в межпучковых дугах отличают этот вид от видов, представляющих и подрод *Sclarea*, и подрод *Covola*.

В узлах видов секции *Plethiosphace* подрода *Sclarea* (*S. pratensis*, *S. stepposa*, *S. nutans*, *S. tesquicola*) и подрода *Jungia* (*S. splendens*) обнаружена интересная особенность — наличие каменистых клеток. В появлении и расположении их наблюдаются определенные закономерности. Покажем это на примере узла *S. pratensis* (см. рис. 5). На самых верхних уровнях узла каменистых клеток еще нет. Они появляются одновременно с образованием лакун (рис. 5, *2*). Первые группы каменистых клеток расположены в паренхиме под образующимися лакунами, реже — и под межпучковыми дугами, где лакуны не формируются. При полном оформлении лакун и начале включения в них проводящих элементов пазушной почки число групп каменистых клеток увеличивается, они появляются и под центральными проводящими пучками черешка (рис. 5, *3*). Далее мелкие группы могут иногда сливаться между собой, в центре сердцевины образуется крупный массив каменистых клеток удлиненной формы, небольшие участки каменистых клеток иногда появляются не только под пучками листа, но и над ними (рис. 5, *4*). К началу включения в лакуну пучков листа может возникнуть кольцо из каменистых клеток, соединенных клетками одревесневшей паренхимы, склерификация которых не зашла настолько далеко, чтобы их можно было классифицировать как склереиды. Массив каменистых клеток в центре сердцевины сохраняется (рис. 5, *5*). На нижних уровнях узла, где уже начинается переход к структуре междоузлия, кольцо распадается, центральный участок также расчленяется, группы каменистых клеток над пучками листа исчезают (рис. 5, *6*), а в междоузлии каменистые клетки уже полностью отсутствуют.

У *S. stepposa* и *S. tesquicola* каменистые клетки появляются также при образовании лакун и наибольшего развития достигают в период приближения к лакунам пучков листа.

Интересно было наблюдать каменистые клетки в узле *S. nutans*. У этого вида все развитые, крупные, длинночерешковые листья являются прикорневыми. В верхней же части стебля имеются только прицветные небольшие сидячие листья. Изучали самый верхний узел, где листья недоразвиты, и узел нижней зоны, где листья крупные. В обоих узлах обнаружены значительные скопления каменистых клеток.

В узле *S. splendens* (подрод *Jungia*) также имеются каменистые клетки, но они не образуют крупных скоплений, чаще они одиночные и появляются не при возникновении лакун, как это имеет место у видов секции *Plethiosphace*, а позже, к началу включения в лакуны пучков листа (см. рис. 7, *2*). Местоположение их несколько иное: они находятся с наружной стороны симподиальных пучков и формирующихся межпучковых дуг (рис. 7, *2*, *3*).

Выводы

1. Наиболее примитивными признаками в строении узла характеризуется секция *Plethiosphace* подрода *Sclarea*: у ее представителей образование симподиальных пучков происходит медленнее, чем у остальных видов. Эволюция же узла шла в направлении ускорения этого процесса.

2. Признаками более высокой организации обладают узлы *S. verticillata* (подрод *Covola*) и *S. splendens* (подрод *Jungia*). У них не только быстрее образуются симподиальные пучки, но проявляется тенденция к уменьшению числа пучков листового следа и сокращению его протяженности до одного междоузлия.

3. В узле видов секции *Plethiosphace* и у *S. splendens* обнаружены каменистые клетки.

4. В строении междоузлия выявлены следующие особенности:

а) асимметричность симподиальных пучков стебля у видов секции *Plethiosphace* подрода *Sclarea*;

б) расчлененность симподиальных пучков в области флоэмы у всех видов, кроме *S. splendens* и дикорастущей формы *S. sclarea*;

в) наибольшее число проводящих пучков (до 6) в межпучковых дугах у видов подрода *Sclarea*;

г) расположение тяжей колленхимы только в ребрах стебля у представителей подродов *Sclarea* и *Covola*, в ребрах и по граням — у *S. splendens* (подрод *Jungia*);

д) наличие кристаллов в сердцевине стебля *S. splendens* (призматические и рафиды) и *S. verticillata* (только призматические), отсутствие их в подроде *Sclarea*.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (*Рец.*) *А. Грави*. Теория листовых следов. — Бот. журн., 1938, т. 23, № 2, с. 183—185. — *Анели Н. А.* Анатомия проводящей системы побега и систематика растений: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Тбилиси, 1962. 30 с.— *Бодруг М. В.* Виды шалфея (*Salvia* L.), произрастающие в Молдавии, их биологические и биохимические особенности: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1970. 18 с. — *Вичканова С. А., Рубинчик М. А., Адгина В. В. и др.* Антимикробная активность экстрактов из корней растений р. *Salvia* L. — Раст. ресурсы, 1974, т. 10, вып. 3, с. 389—395. — *Дюгаева Т. М.* Род *Stachyopsis* M. Pop. et Vved., его состав и положение в семействе губоцветных (*Labiatae* Juss.). — В кн.: Систематика, анатомия и экология растений азиатской части СССР. Л.: Изд-во ЛГПИ, 1976, с. 52—77.— *Завалишина С. Ф.* Теория листовых следов по Gravis в применении к роду *Pisum*. — Учен. зап. ЛГПИ, 1947, т. 46, № 7, с. 63—101. — *Завалишина С. Ф.* О строении узлов у некоторых травянистых двудольных и однодольных растений. — Учен. зап. ЛГПИ, 1966, т. 310, с. 167—194. — *Махмедов А.* Систематика и география среднеазиатских представителей рода *Salvia* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1981. 23 с. — *Ниязов Б. Н., Ходжиматов К. Х.* Морфолого-анатомическое строение надземных органов *Salvia japonica* Thunb. — Узб. биол. журн., 1976, № 4, с. 47—49. — *Патудин А. В., Романова А. С., Прибылова Г. Ф.* Содержание ройлеанонов в растениях некоторых видов *Salvia* L. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1976, вып. 99, с. 52—56. — *Патудин А. В., Юрцев В. Н., Пакалн В. Д.* Числа хромосом у некоторых видов рода *Salvia* L. (*Lamiaceae*). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 4, с. 529—534. — *Победимова Е. Г.* Род Шалфей—*Salvia* L. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1978, с. 173—181. — *Радкевич О. Н.* Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии. — Изв. Гл. бот. сада АН СССР, 1928, т. 27, вып. 4, с. 420—450. —*Чуксанова Н. А., Капланбекова Ш. А.* Числа хромосом у некоторых видов флоры СССР из семейств *Labiatae* Juss. и *Scrophulariaceae* Lingl.— Бот. журн., 1971, т. 56, № 4, с. 522—528. — *Шабес Л. К.* Значение анатомического строения видов сверции семейства *Gentianaceae* Dumort. для систематики рода. — Учен. зап. ЛГПИ, 1966а, т. 310, с. 251—262. — *Шабес Л. К.* О строении узлов *Swertia* L., *Gentiana* L. и *Lomatogonium* A. Br. в связи с отношениями этих родов. — В кн.: XIX Герценовские чтения. Л.: Изд-во ЛГПИ, 1966б, с. 23—25. — *Шабес Л. К.* Об анатомическом строении узлов некоторых видов горечавок. — В кн.: Систематика, анатомия и экология растений азиатской части СССР. Л.: Изд-во ЛГПИ, 1976, с. 37—42. — *Шевченко С. В., Денисова Г. А.* Данные по морфологии и анатомии шалфея мускатного. — Растит. ресурсы, 1970, т. 6, вып. 4, с. 610—615. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Кн. 1. М.: Мир, 1980. 218 с.—*Bokhari M. N., Hedge I. C.* Anatomical observations on a desert group of *Salvia* species. — Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 1977, vol. 35, N 3, p. 377—390. — *Briquet J. Labiatae.* — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 4, Abt. 3a, Leipzig, 1897, S. 183—380. — *El-Gazzar A., Watson L., Williams W. T., Lance G. N.* The taxonomy of *Salvia*: a test of two radically different numerical methods. — Bot. J. Lin. Soc., 1968, vol. 60, N 383, p. 237—250. — *El-Gazzar A., Watson L.* A taxonomic study of *Labiatae* and related genera. — New Phytol., 1970, vol. 69, N 2, p. 451—486. — *Gill L. S.* Chromosome studies in *Salvia* (*Labiatae*): West-Hymalayan species. — Expe-

rientia, 1971, vol. 27, fasc. 5, p. 596—598. — *Hedge I.* Studies in east mediterranean species of *Salvia.* — Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 1957, vol. 22, N 3, p. 173—188. — *Hedge I.* Studies in east mediterranean species of *Salvia.* II. — Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 1959, vol. 23, N 1, p. 47—69. — *Hedge I.* Studies in east mediterranean species of *Salvia.* III. — Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 1960, vol. 23, N 2, p. 167—171. — *Hedge I. Salvia* L. — In: Flora Europaea. Cambridge, 1972, vol. 3, p. 188—192. — *Sen D. N.* Development of trichomes in *Salvia* R. Br. — J. Agr. Univ. Res. (Sci.), 1961, vol. 10, pt. 1, p. 33—40. — *Sharma N. P., Some U.* Leaf surface studies of some medicinal salvias. — Proc. Ind. Acad. Sci. (Plant Sci.), 1982, vol. 91, N 5, p. 449—463. — *Sinnott E. W.* Investigation on the phylogeny of the angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms. — Amer. J. Bot., 1914, vol. 1, N 7, p. 303—323. — *Wojciechowska B.* Systematyka, morfologia i anatomia owocow i nasion rodzaju *Salvia* L. — Monogr. bot. Warszawa, 1958, vol. 6, p. 3—56.

Белгородский педагогический институт.

Получено 16 V 1985.

SUMMARY

The anatomical structure of the node in seven *Salvia* species was studied. The results obtained indicate that *Plethiosphace* section of the subgenus *Sclarea* is characterized by the more primitive features, the organization of the nodes of the *S. verticillata* (subgenus *Covola*) and *S. splendens* (subgenus *Jungia*) is more complex. The stone cells were found in the nodes of the species of the section *Plethiosphace* and *S. splendens*. The structure of the internode is defined by the specific form of the composite bundles, the number of leaf trace bundles and by the arrangement of the collenchyma and crystals.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.542.2 (470.24)

К. О. Коротков, Н. С. Морозов, О. В. Морозова, Ю. Е. Алексеев

CLADIUM MARISCUS (*CYPERACEAE*) НА ВАЛДАЕ (НОВГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

K. O. KOROTKOV, N. S. MOROZOV, O. V. MOROZOVA, YU. E. ALEXEEV.

CLADIUM MARISCUS (*CYPERACEAE*) IN VALDAY UPLAND (NOVGOROD REGION)

Cladium mariscus найден на эвтрофном болоте в Валдайском р-не Новгородской обл. Приводятся сведения о состоянии популяции, описание растительности, данные по химическому составу и температуре воды в разных частях болота зимой.

Меч-трава болотная *Cladium mariscus* (L.) Pohl привлекает внимание геоботаников совмещением в своей хорологии таких свойств, как обширная область распространения и крайняя спорадичность распределения популяций внутри ареала. Однако литературные сведения о характере распространения вида противоречивы. Многие авторы считают, что *C. mariscus* произрастает на всех континентах (Hegi, 1939; Dagys, 1942; Jepson, 1951; Fijalkowski, 1961; Garcke, 1972) и придерживаются политипической трактовки этого вида с тремя подвидами: *C. mariscus* subsp. *mariscus* Kükenth. 1942 (южная Скандинавия, Средняя и Атлантическая Европа, Северная Африка, Азия), *C. mariscus* subsp. *intermedium* Kükenth. 1942 (Австралия, Тасмания) и *C. mariscus* subsp. *jamaicense* (Crantz) Kükenth. 1938 (Новый Свет) (Jasičová, Záhradníková, 1960). Другие исключают из ареала вида бóльшую часть Азии, Африку, Австралию и Америку (Рожевиц, 1935; Проскоряков, 1949; «Красная книга СССР», 1978; см. также Conway, 1942) или ограничивают его Старым Светом (Барбарич, 1962). Но и в этом случае ареал остается обширным. Распространение *C. mariscus* в Европе наиболее детально изучил L. von Post (1925, цит. с дополнениями по: Conway, 1938). Из приведенной им карты следует, что *C. mariscus* особенно редок в Восточной Европе, где он связан в основном с низменностями и бассейнами больших рек.

На Северо-Западе СССР большинство местонахождений удалено друг от друга на значительное расстояние. Места находок на о. Гогланд (Toivonen, 1978),[1] в Ленинградской (Егорова, 1976) и Псковской («Конспект флоры Псковской области», 1970) областях, в восточной Белоруссии (Проскоряков, 1949), Тульской (Егорова, 1976) и Владимирской (Шилов, 1982) областях образуют «полукольцо», как бы охватывающее Валдайскую возвышенность и северную часть Среднерусской возвышенности. Новое местонахождение,[2] не указанное в последней региональной флористической сводке («Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР», 1981), обнаружено в Валдайском р-не Новгородской обл. в 6—7 км восточнее г. Валдая (Коротков и др., 1986). Не менее 200 км отделяют это местонахождение от ближайших в Псковской и на юге Ленинградской обл. (Егорова, 1976; «Определитель. . .», 1981). Таким образом, «кольцо» замкнулось, сделав более плавной северо-восточную границу ареала вида. *C. mariscus* (рис. 1) найден в северной части 192 квартала Валдайского лесничества на открытом эвтрофном болоте, обрамленном олиго-

---

[1] На о. Гогланд *C. mariscus* был собран в 1856 г. финскими исследователями, но определен только в 1977 г.

[2] Меч-трава найдена К. О. Коротковым, определена Ю. Е. Алексеевым.

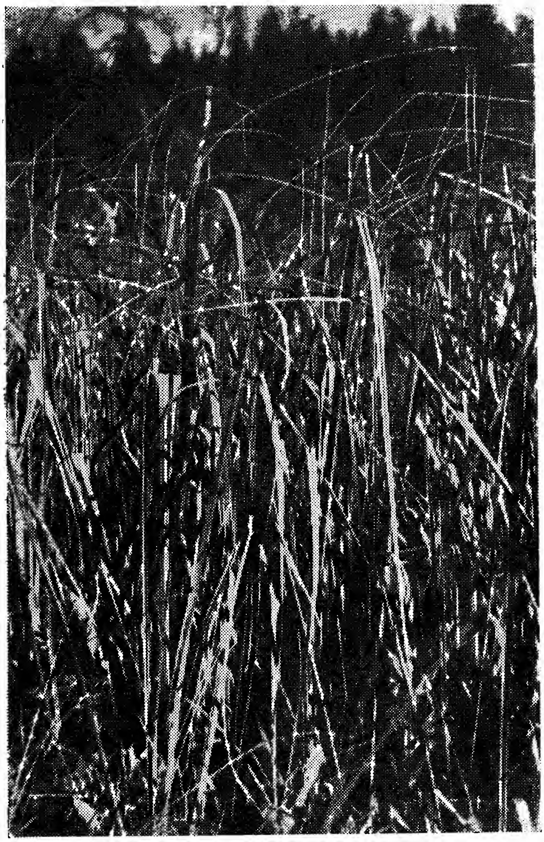


Рис. 1. *Cladium mariscus* на болоте в кв. 192 Валдайского лесничества.

трофными сообществами с высоким обилием сфагновых мхов и древостоем из низкорослых экземпляров *Pinus sylvestris* L., *Betula pubescens* Ehrh. и *Picea abies* (L.) Karst. Последние граничат с более богатыми еловыми и влажными березовыми лесами.

Здесь на расстоянии приблизительно 40 м друг от друга находятся два участка с меч-травой — один у истоков ручья близ просеки, разделяющей 177 и 192 кварталы (площадь около 0.06 га), другой на левом берегу ручья в центральной части болота (около 0.13 га). Длина каждого участка 80 м (рис. 2). Высота надземных частей побегов *C. mariscus* достигает 1 м (единичные экземпляры — до 1.2—1.3 м). На участках с наибольшей плотностью число побегов на 1 м^2 составляет 105—155 (в среднем 120, по данным 5 площадок). За 13 лет наблюдений (с 1972 г.) не обнаружено особей с генеративными побегами, что может свидетельствовать о реликтовом характере популяции. Вегетативное размножение довольно интенсивное. Некоторое преобладание вегетативного размножения над генеративным характерно для популяций этого вида из некоторых других частей ареала (Conway, 1942). На Валдае вегетация меч-травы продолжается по крайней мере до конца первой декады ноября, когда надземные части других трав на болоте уже отмирают. Концы листьев у большинства взрослых экземпляров к этому времени усыхают, становясь бурыми, что может быть связано с воздействием ветров, особенно поздней осенью (Conway, 1942).

Наиболее массовые и высококонстантные виды на исследованном болоте: *Carex diandra*, *C. rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia*, *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Caltha palustris*, *Cardamine amara*, *Drepanocladus aduncus*, *Mnium rugicum*, *Calliergonella cuspidata* (табл. 1). По значительному участию *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Carex rostrata* и *Menyanthes trifoliata* валдайские сообщества схожи с литовскими (Dagys, 1942). Гораздо

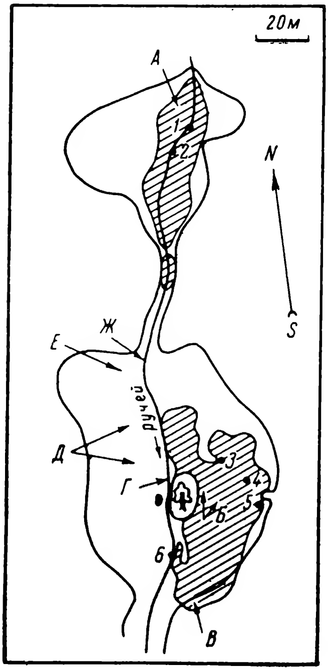


Рис. 2. Схема безлесной части болота с *Cladium mariscus*.

Маленькая стрелка показывает направление течения ручья. Площадь, занимаемая популяцией меч-травы, *заштрихована*. Островок с нарисованным деревом — более сухой возвышенный участок болота с несколькими экземплярами сосны. *Большие стрелки* с буквами *А—Ж* указывают места геоботанических описаний (табл. 1); *точки с цифрами 1—6* — пункты взятия проб воды на химические анализы.

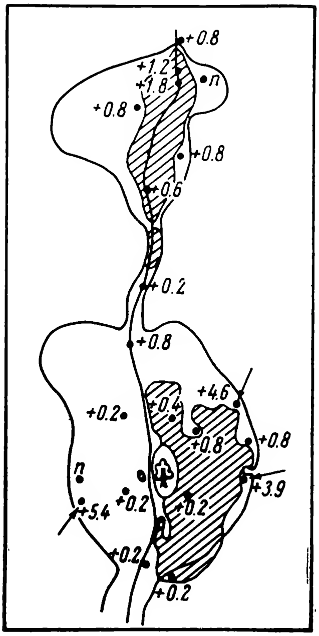


Рис. 3. Распределение температур (°C) верхних слоев воды (в том числе подо льдом) и почвы (глубина до 25 см) на болоте с *Cladium mariscus* по данным измерений 25 и 27 II 1985 (температура воздуха от —6.5 до —18.5°).

Точность измерений температуры воды и почвы ±0.2°. Точки, помеченные буквой *п*, указывают места сильного промерзания верхнего слоя почвы, где температуру измерить не удалось. *Стрелками* показаны визуально различимые зимой места выхода грунтовых вод; остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

меньшее сходство они имеют с сообществами Cladietum marisci typicum из северо-западной Европы (в обоих случаях присутствуют *Phragmites australis* и *Utricularia intermedia*) (Dierssen, 1982). Валдайские ценозы богаче видами, чем их западные аналоги. Видовой состав и довольно высокое видовое разнообразие сближают валдайские ценозы с некоторыми сообществами из Центральной и Южной Европы (Fijalkowski, 1961; Pautou, Baier, 1983).

Синтаксономическое положение валдайских сообществ с *C. mariscus* требует уточнения. В Центральной Европе (Южная Словакия, Восточная Польша) сырые луга с меч-травой образуют особый вариант ассоциации Molinietum caeruleae sensu lato класса Molinio-Arrhenatheretea Tx. 1937 em. 1970 (Jasičová, Záhradniková, 1960; Fijalkowski, 1961). На юге Европы (бассейн р. Изер во Французских Альпах) *C. mariscus* в изобилии произрастает в сообществах мелкоосоковых болот класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae Nordhagen 1936 (Pautou, Baier, 1983). Сравнительно бедные видами болотные ценозы из северо-западной Европы относят к ассоциации Cladietum marisci Allorge 1922, которую по признаку доминирования *Phragmites australis*, *Typha latifolia* и *T. angustifolia* L. помещают в класс Phragmitetea Tx. et Prsg. 1942, объединяющий тростниковые заросли и крупноосоковые низинные болота (Dierssen, 1982). К этому же классу принадлежат некоторые центрально-европейские ценозы (Jasičová, Záhradniková, 1960; Fijalkowski, 1961). Однако в сообществах Cladietum marisci встречаются также аффинные виды мелкоосоковых болот, и если в зарубежной части северо-западной Европы их участие невелико (Dierssen, 1982), то в Литве они даже несколько преобладают над видами класса Phragmitetea. Тем не менее литовские ценозы также отнесены к этой ассоциации (Dagys, 1942). Однако на Валдае виды мелкоосоковых болот (*Carex diandra*, *C. lasiocarpa*, *Menyanthes*

ТАБЛИЦА 1

Растительность на болоте с *Cladium mariscus*

Вид	Места геоботанических описаний						
	А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*	*Ж*
Площадь описания, м²	20	25—30	15—20	2	20—30	6	4
Древесный ярус							
Betula pubescens Ehrh.	.		+				+
Picea abies (L.) Karst.	.		+				.
Травяной ярус							
Общее проективное покрытие, %	50	80	40	55	80	40	80
Cladium mariscus (L.) Pohl	3.1	4.3	2.2	.	.	.	.
Carex rostrata Stokes	1.1	+.2	.	2.2	2.1	2.1	3.1
C. diandra Schrank	.	1.1	1.1	2.2	2.1	2.1	3.1
Menyanthes trifoliata L.	2.2	2.2	.	2.2	2.1	1.2	2.1
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	1.1	1.2	+	.	+	+	1.1
Utricularia intermedia Hayne	2.2	2.2	.	2.2	2.2	2.2	.
Typha latifolia L.	1.2	.	+	1.1	1.1	1.2	1.2
Caltha palustris L.	+	.	+	.	+	1.1	1.1
Carex limosa L.	.	+	.	+.2	1.1	1.1	.
Oxycoccus palustris Pers.	+	.	2.1	.	+	.	.
Utricularia vulgaris L.	+.2	+	.	.	.	+	.
Cardamine amara L.	.	.	+	.	2.1	2.1	1.1
Betula pubescens Ehrh.	.	.	+	.	+	+	+
Epilobium palustre L.	.	.	.	.	1.1	1.1	1.1
Saxifraga hirculus L.	.	.	+	.	.	+	+
Triglochin palustre L.	.	.	+	.	.	2.2	1.1
Hydrocharis morsus-ranae L.	.	+	.	1.2	+.2	.	+.2
Angelica sylvestris L.	.	.	+	.	.	.	.
Baeothryon alpinum (L.) Egor.	+	.	1.1	.	.	.	.
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaerth., Mey. et Scherb.	.	.	.	+	.	.	1.2
Callitriche cophocarpa Sendtner	.	.	.	.	+	.	
Carex lasiocarpa Ehrh.	2.1	.	.	.	2.2	.	.
C. nigra (L.) Reichard	.	.	.	.	+	1.1	.
Drosera anglica Huds.	+	.	.	.	.	.	.
D. rotundifolia L.	+	.	+	.	.	.	.
Epipactis palustris (L.) Crantz	+	.	.	.	.	+	.
Eriophorum polystachion L.	1.1	.	.	.	.	.	.
Galium palustre L.	.	.	.	+	.	.	.
G. uliginosum L.	.	.	.	.	.	.	1.2
Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze	.	.	.	.	.	.	+
Liparis loeselii (L.) Rich.	+	+	.	.	.	.	.
Moneses uniflora (L.) A. Gray	.	.	+	.	.	.	.
Nuphar lutea (L.) Smith	.	+	.	1.2	.	.	.
Pedicularis palustris L.	+	.	1.1	.	.	.	.
Picea abies (L.) Karst.	.	.	.	.	.	.	+
Poa trivialis L.	.	.	.	.	.	.	2.1
Polygonum bistorta L.	.	.	+	.	.	+	.
Rumex acetosa L.	.	.	.	.	+	+.2	.
R. confertus Willd.	.	.	.	.	.	.	+
R. crispus L.	.	.	.	.	1.1	.	.
Salix aurita L.	.	.	.	.	.	1.1	.
S. lapponum L.	+	.	.	.	.	.	.
S. myrsinifolia Salisb.	.	.	.	.	+	.	.
S. pentandra L.	.	.	.	.	+	.	.
Stellaria crassifolia Ehrh.	.	.		.	2.2	1.1	.
Thelypteris palustris Schott	.	.		+	.	.	2.3
Trientalis europaea L.	.	.		.	+	.	.
Моховой ярус							
Общее проективное покрытие, %	70	25	95	10	3	100	15
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Mönk.	3.3	+.2	1.2	.	.	3.2	.
Mnium rugicum Laur. em. Tuom.	2.2	2.3	.	.	+.2	.	1.2
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	.	.	.	2.2	1.3	3.2	2.2

Вид	Места геоботанических описаний						
	А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*	*Ж*
Campylium stellatum (Hedw.) Lange et C. Jens.	1.2	.	3.1	.	.	.	.
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske	1.2	.	+.2	.	.	+	+
Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) Schwägr.	1.2	.	.	.	+	1.2	+
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	.	.	.	.	+	1.1	+
Paludella squarrosa (Hedw.) Brid.	.	.	.	.	.	2.2	1.2
Brachythecium mildeanum Schimp.	.	.	.	.	+	.	+
Thuidium abietinum Bryol. eur.	.	.	1.2	.	+	.	.
Drepanocladus revolvens (C. Müll.) Warnst.	.	.	4.1	.	.	.	.
Sphagnum warnstorfii Russ.	.	.	1.2	.	.	.	.
Chiloscyphus rivularis (Schrad.) Hazsl.	.	.	.	.	1.2	.	.
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) Bryol. eur.	.	.	.	.	+	.	.
Mnium punctatum Hedw.		.	.	.	+	.	.
Polytrichum strictum Sm.		.	.	.	.	+	.
Marchantia polymorpha L.		.	.	.	.	2.2	.
Meesia triquetra (Hook. et Tayl.) Ångstr.		.	+	.	.	.	.

Примечание. Местоположение описаний *А—Ж* показано на рис. 2. Описания *А—Г* выполнены в 1984 г., *Д—Ж* — в 1980 г. Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1981), мхов — по Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968), В. М. Мельничуку (1970) и Р. Н. Шлякову (1982). Обилие и степень агрегированности видов указаны по шкале Павловского—Браун-Бланке (Kershaw, 1974).

trifoliata, *Campylium stellatum*, *Drepanocladus aduncus*, *D. revolvens*) не только резко превалируют по общему числу над видами класса Phragmitetea (*Typha latifolia*, *Phragmites australis*), но и входят в разряд доминантов. Больше всего видов класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae именно в зарослях *Cladium mariscus* (описания *А—В* в табл. 1), хотя, как следует из табл. 1, последние по видовому составу образуют сообщество, сходное с соседними частями болота (описания *Г—Ж*). Следовательно, синтаксономическое положение валдайских ценозов вряд ли будет соответствовать западно-европейской схеме.

На протяжении бесснежного периода самый низкий уровень воды на болоте в кв. 192 наблюдается в последних числах апреля—мае, самый высокий — в сентябре—октябре. После исчезновения снежного покрова ручей маловоден и в районе меньшего участка с меч-травой (рис. 2) его русло угадывается только по отдельным заполненным водой мочажинам («истоки» ручья); осенью оно хорошо выражено по крайней мере до северной границы меньшего участка, а возле южной оконечности большего участка ручей достигает ширины 2.5—2.6 м при глубине до 0.5—0.6 м (глубину измеряли до верхнего рыхлого слоя донной органики).

C. mariscus чаще связан с открытой водой, чем с затянутыми сплавиной болотами (Conway, 1938), и может играть очень существенную роль в зарастании озер (Pautou, Baier, 1983). Его заросли на болотах часто указывают на былое местоположение открытой воды (Praeger, 1934, цит. по: Conway, 1942), что позволяет думать об озерном происхождении валдайского болота.

C. mariscus, видимо, предпочитает местообитания с высоким содержанием кальция (Conway, 1942; Fijalkowski, 1961; Шилов, 1982; Pautou, Baier, 1983) и реакцией воды от слабокислой до слабощелочной, хотя иногда растет на торфяных почвах с pH до 4—5.5 (Hegi, 1939; Conway, 1942). Местообитание меч-травы на Валдае действительно соответствует этим требованиям (табл. 2). Высокие концентрации кальция, магния и гидрокарбонат-иона в воде свидетельствуют о наличии грунтового питания и позволяют отнести валдайское болото к низинному типу (Пьявченко, 1972). Как видно из табл. 2, в течение сентября 1984 г. концентрация большинства ионов снизилась (неопределенно «вел себя» только магний), что отчасти объясняется разбавлением из-за необычно сильных, продолжительных дождей. По данным Валдайской метеостанции, в сентябре 1984 г. выпало (с поправкой на смачиваемость цилиндров) 123 мм осадков, это на 38 мм превышает средний многолетний показатель для этого месяца («Справочник по климату СССР», 1968). Удивительно, что, несмотря на снижение концентрации кальция, pH воды не обнаружил аналогичной тенденции и в некоторых частях болота даже увеличился.

ТАБЛИЦА 2

Химические свойства воды (нефильтрованные пробы из поверхностного слоя) в местах произрастания *Cladium mariscus* (L.) Pohl на Валдае (1984 г.)

Пункты взятия проб	pH			Концентрация (мг/л)											
				Ca^{2+}			Mg^{2+}			HCO_3^-			Cl^-		
	30 VIII	4 IX	19 IX	30 VIII	4 IX	19 IX	30 VIII	4 IX	19 IX	30 VIII	4 IX	19 IX	30 VIII	4 IX	19 IX
1	6.86	6.91	7.25	71.7	64.3	12.2	15.4	7.7	7.4	295.8	253.8	184.2	8.4	4.6	3.0
2	6.98	6.95	7.25	70.5	66.9	49.9	16.3	4.6	6.7	292.8	281.8	189.1	8.4	5.0	2.9
3	6.89	7.06	7.25	66.1	60.3	11.0	2.7	11.1	6.7	270.8	253.8	178.1	2.5	2.8	2.8
4	7.32	7.36	7.27	48.1	47.5	15.8	14.6	15.6	9.6	244.0	256.2	210.4	3.2	2.8	2.5
5	7.26	7.13	7.31	59.5	51.9	12.4	0.5	7.2	7.5	239.1	205.6	186.7	3.2	2.1	2.5
6	7.22	7.23	7.09	58.3	57.7	11.4	8.5	6.3	6.9	236.1	226.9	134.2	2.9	3.0	2.9

Примечание. Анализы выполнены старшим лаборантом Валдайского филиала Государственного гидрологического института Г. Н. Сергеевой. Пункты взятия проб указаны на рис. 2.

Валдайская находка *C. mariscus* чрезвычайно интересна в свете общих представлений о современном распространении меч-травы в Европе.[3] Von Post (1925, цит по: Conway, 1938) обратил внимание на то, что *C. mariscus* явно предпочитает районы с теплым климатом, и попытался связать единичность его находок в северных и восточных частях Европы с уязвимостью точек роста молодых побегов для отрицательных температур. При экспериментальной проверке гипотезы выяснилось, что зимой точки роста повреждаются при температуре ниже —2°, тогда как в период роста не выдерживают вообще никакого мороза. Следовательно, единичные местонахождения меч-травы в регионах с суровой зимой можно объяснить только спецификой местообитаний, благодаря которой точки роста могут быть защищены от мороза (Conway, 1938).

Результаты измерений температуры верхних слоев воды и почвы на валдайском болоте зимой 1985 г. (рис. 3) подтверждают гипотезу von Post. Благоприятность данного местообитания объясняется, по-видимому, постоянным притоком теплых грунтовых вод. На некоторых участках по периферии безлесной части болота, выделяющихся крайне «холмистым» рельефом снежного покрова (*стрелки* на рис. 3), грунтовые воды выходят непосредственно на поверхность и растекаются по «западинам» между снежными «холмами», не замерзая или покрываясь лишь тонкой корочкой льда даже при температуре воздуха —18.5°. Более толстый лед образуется за пределами таких участков и обычно там, где уровень воды выше поверхности почвы; максимальная толщина льда — 22 см. Основания взрослых побегов *C. mariscus* нередко вмерзают в лед. Почва не промерзает, благодаря чему молодые побеги, расположенные глубже поверхности почвы, идеально защищены от мороза. Весной безлесная часть болота освобождается от снега раньше, чем окружающий ее лес, обычно не позже второй декады апреля. Последующие 10—15 дней, видимо, наиболее опасны для растений из-за частых ночных похолоданий, приводящих к промерзанию почвы. По наблюдениям 1985 г., почва в пределах популяции меч-травы может промерзать на глубину до 5—6, на небольших участках — до 15—18 см. В нескольких исследованных случаях молодые побеги с точками роста располагались все-таки глубже замерзшего слоя. Однако, как следует из рис. 3 и весенних наблюдений, *C. mariscus* заселил не все пригодные участки своего потенциального местообитания. Таким образом, зимне-весеннее распределение температур воды не может полностью объяснить современное размещение зарослей меч-травы на валдайском болоте.

---

[3] Более обширное, чем сейчас, распространение меч-травы в третичный период и в бореальное время послеледниковой эпохи (Conway, 1938, 1942; Барбарич, 1962) обычно связывают с благоприятной климатической обстановкой.

ЛИТЕРАТУРА

Барбарич А. І. Меч-трава болотна — третинний релікт на південній межі Українського Полісся.— Укр. бот. журн., 1962, т. 19, № 4, с. 71—78. — *Егорова Т. В.* Семейство *Cyperaceae* Juss. — В кн.: Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976, т. 2, с. 83—219. — *Конспект* флоры Псковской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 176 с. — *Коротков К. О.*, *Морозова О. В.*, *Морозов Н. С.* Флористические находки в Валдайском районе Новгородской области. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 6, с. 816—820. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с. — *Мельничук В. М.* Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1970. 442 с. — *Определитель* высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 376 с. — *Проскоряков Е. И.* Семейство *Cyperaceae*.— В кн.: Флора БССР. М.: Огиз—Сельхозгиз, 1949, т. 1, с. 245—314.— *Пьявченко Н. И.* О типах болот и торфа в болотоведении. — В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука, 1972, с. 54—60. — *Рожевиц Р. Ю.* Род *Cladium*. — В кн.: Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, т. 3, с. 101—103. — *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968. 112 с. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л.: Гидрометеоиздат, 1968. 327 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шилов М. П.* О распространении некоторых редких и исчезающих видов растений Ивановской и Владимирской областей и состоянии их популяций. — Биол. науки, 1982, № 4, с. 58—62. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР, вып. 5. Печеночники: Лофоколеевые — Риччиевые. Л.: Наука, 1982. 196 с. — *Conway V. M.* Studies in the autecology of *Cladium mariscus* (L.) R. Br. V. The distribution of the species. — New Phytol., 1938, vol. 37, N 4, p. 312—328. — *Conway V. M. Cladium mariscus* (L.) R. Br. — J. Ecol., 1942, vol. 30, N 1, p. 211—216. — *Dagys J.* Ratainytė (*Cladium mariscus* R. Br.) Lietuvoje. — Vilnus Univ. Matem.-Gamtos Fak. Darbu, 1942, t. 1 (XIV), sas. 2, p. 347—352. — *Dierssen K.* Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. Genève, 1982. 382 S. — *Fijalkowski D.* Kloć wiechowata *Cladium mariscus* (L.) Pohl. w województẃie lubelskim. — An. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, 1959, sectio C, Biologia, 1961, t. 14, N 15, s. 343—357. — *Garcke A.* Illustrierte Flora. 23. Auflage. Berlin und Hamburg: Paul Parey, 1972. 1607 S. — *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München; Berlin: J. F. Lehmanns, 1939, Bd 2. 532 S. — *Jasičová M.*, *Záhradniková K.* Rozširenie a stanovištné pomery *Cladium mariscus* (L.) Pohl. na južnom Slovensku. — Biologia (ČSK), 1960, R. 15, N 6, S. 415—420. — *Jepson W. L.* A manual of the flowering plants of California. Berkeley and Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1951. 1238 p. — *Kershaw K. A.* Quantitative and dynamic plant ecology. London: Edward Arnold, 1974. 308 p. — *Pautou G.*, *Baier P.* Le passage d'un espace aquatique à un espace semi-aquatique avec formation d'une tourbiere à sphaignes: exemple de l'étang et des marais du Grand-Lemps (Isere). — Bul. Mens. Soc. Lin. Lyon, 1983, vol. 52, N 6, p. 174—191. — *Toivonen H.* Yllättävä *Cladium mariscus* — löytö Suursaaresta vuodelta 1856. — Mem. Soc. Fauna Flora Fennica, 1978, vol. 54, N 2, p. 69—70.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных,
Москва,
Московский государственный университет.

Получено 16 V 1985.

УДК 581.9 (479.25) Бот. журн., т. 71, № 10

Г. М. Файвуш

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОР ШИРАКСКОГО И ВЕРХНЕ-АХУРЯНСКОГО ФЛОРИСТИЧЕСКИХ РАЙОНОВ АРМЕНИИ

G. M. FAJVUSH. THE COMPARATIVE ANALYSIS OF SHIRAK AND UPPER-AKHURJAN FLORAS OF THE ARMENIAN FLORISTIC REGIONS

Проведен сравнительный анализ флор двух флористических районов Армении — Ширакского и Верхне-Ахурянского. В результате уточнена граница между Кавказской и Армено-Иранской провинциями (по А. Л. Тахтаджяну, 1978), проходящая, по нашим данным, между этими районами, т. е. Верхне-Ахурянский район является южным краем Кавказской провинции, а Ширакский — северо-западной окраиной Армено-Иранской (в пределах Армянской подпровинции).

Ширак — естественно-исторический район Армении, расположенный на северо-западе республики, занимает площадь около 2900 км^2. На западе он граничит с Турцией, на севере примыкает к Грузинской ССР, на востоке отделен от Лори Джавахетским хребтом, а на юге — массивом горы Арагац от Араратской котловины («Армения», 1966). В орографическом отношении Ширак представляет собой два горных плато (Ширакское и Ашоцское), разделенных невысоким Ширакским хребтом.

Согласно ботанико-географическому делению АрмССР, предложенному А. Л. Тахтаджяном (1954), Ширак включает 2 флористических района — Ширакский (площадь около 1700 км^2) и Верхне-Ахурянский (площадь около 1200 км^2).[1]

Вопрос о месте Ширака в системе ботанико-географического районирования Кавказа, начиная с прошлого века, привлекал внимание исследователей (Koch, 1850; Кузнецов, 1909; Гроссгейм, 1925; Гроссгейм, Сосновский, 1927; Буш, 1935; Тахтаджян, 1941, и др.), но до последнего времени оставался до конца невыясненным. Этому в очень большой степени способствовало положение района — в месте соприкосновения крупнейших флористических центров — Кавказа, Анатолии и Атропатена. В результате разные авторы относили Ширак и к Кавказской (Тахтаджян, 1978 : 40), и к Армено-Иранской провинциям (к Анатолийской подпровинции — Магакьян, 1941; Тахтаджян, 1972; к Армянской подпровинции — Гроссгейм, 1939; Тахтаджян, 1978 : 130).

При изучении флоры и растительности Ширака и при сравнении его флоры с флорами некоторых других районов (Файвуш, 1982; Сагателян, Файвуш, 1982а, б) мы пришли к выводу о переходном, смешанном характере флоры исследуемого района. Исходя из этого было решено провести сравнительный анализ флор Ширакского и Верхне-Ахурянского районов. Прежде всего следует сказать, что эти флоры естественные (ограниченные по природным рубежам), а районы сопоставимы по своим размерам и флористическому богатству, при этом в обоих районах наибольшие площади принадлежат степной и лугостепной растительности. Таким образом, мы имеем возможность сравнивать эти флоры между собой и с другими естественными флорами (Толмачев, 1941, 1974).

Всего во флоре Ширака зарегистрированы 1250 видов сосудистых растений из 468 родов и 93 семейств. По флористическим районам они распределены следующим образом: в Ширакском — 951 вид из 388 родов и 74 семейств, в Верхне-Ахурянском — 753 вида из 345 родов и 79 семейств. Видов, общих для обоих районов, 452 (около 36 % всей флоры Ширака); нужно отметить, что для районов с общей границей этот показатель очень невелик.

Распределение видов по крупным таксономическим группам во флоре Ширака таково: высших споровых в Верхне-Ахурянском районе 7 видов (0.9 %), в Ширакском — 9 (0.95 %); голосеменных в Верхне-Ахурянском районе 1 вид (0.1 %), в Ширакском — 3 (0.3 %); покрытосеменных в Верхне-Ахурянском 745 видов (99 %), из них однодольных 141 (18.6 %), двудольных —

---

[1] Далее в статье, говоря о Ширакском и Верхне-Ахурянском районах, мы имеем в виду флористические районы, говоря же «Ширак» — имеем в виду весь район в целом.

604 вида (80.4 %), в Ширакском — 939 видов (98.7 %), из них однодольных 143 (14.9 %), двудольных 796 (83.8 %).

Расположение семейств в спектрах флористических районов Ширака характерно для древнесредиземноморских (в широком смысле) флор, но между ними обнаруживаются различия (табл. 1). Во флоре Ширакского района первые 3 места занимают крупнейшие и полихорные семейства — *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, в Верхне-Ахурянском на третьем месте сем. *Rosaceae*, на четвертом сем. *Fabaceae* (в Ширакском районе розоцветные на восьмом месте). Столь высокое положение розоцветных — голарктическая (или субсредиземноморская) черта флоры. В типично средиземноморских флорах это семейство не попадает в десятку крупных (Turril, 1929), а в ирано-туранских его положение в спектрах снижается по мере перехода от лесных флор к нелесным (Гусейнов, 1973; Камелин, 1973; Карамышева, Рачковская, 1973; Иконников, 1979; Сагателян, 1983). Очевидно, полиморфизм сем. *Rosaceae* во флоре Верхне-Ахурянского района является еще одним подтверждением существования в историческое время лесов на территории Ширака (Сосновский, 1915; Walter, 1956, 1968; Regel, 1959), хотя некоторые исследователи в этом плане придерживаются иной точки зрения (Ярошенко, 1956).

ТАБЛИЦА 1

Спектры семейств флористических районов Ширака

Верхне-Ахурянский район				Ширакский район			
место	семейство	число видов	процент	место	семейство	число видов	процент
1	*Asteraceae*	102	13.4	1	*Asteraceae*	144	15.1
2	*Poaceae*	66	8.6	2	*Fabaceae*	82	8.7
3	*Rosaceae*	46	6.1	3	*Poaceae*	78	8.0
4	*Fabaceae*	44	5.8	4	*Lamiaceae*	72	7.6
5	*Lamiaceae*	44	5.8	5	*Brassicaceae*	57	6.0
6	*Scrophulariaceae*	37	4.9	6	*Caryophyllaceae*	53	5.6
7	*Caryophyllaceae*	36	4.8	7	*Scrophulariaceae*	45	4.8
8	*Apiaceae*	34	4.5	8	*Rosaceae*	41	4.3
9	*Brassicaceae*	33	4.4	9	*Liliaceae*	39	4.1
10	*Liliaceae*	33	4.4	10	*Apiaceae*	38	4.0

Сходное положение во флорах обоих районов занимают губоцветные (передне- и среднеазиатская черта флоры), гвоздичные (средиземноморская черта) и норичниковые (древнесредиземноморская черта). Высокое положение в спектре Ширакского района занимает сем. *Brassicaceae* (общеголарктическая черта флоры). В первую десятку семейств в спектрах обоих районов входят также семейства *Apiaceae* и *Liliaceae*. Крупные и средние семейства в Верхне-Ахурянском районе в сумме содержат 582 вида (77.4 %), в Ширакском — 769 видов (81.3 %). На долю олиготипных семейств (2—9 видов) в Верхне-Ахурянском районе приходится 145 видов (19 %), в Ширакском — 161 вид (17 %). Во флоре Ширака довольно много одновидовых семейств (в Верхне-Ахурянском районе их 25, в Ширакском — 17).

При сравнении спектров семейств флористических районов Ширака со спектрами некоторых других районов отмечается большое сходство спектра Ширакского района со спектром Мегринского, расположенного на крайнем юге Армении (Сагателян, Файвуш, 1982б), и спектром флоры горных степей Нахичеванской АССР (Нуриев, 1978). Спектр же Верхне-Ахурянского района очень сходен со спектром всей Кавказской провинции (Тахтаджян, 1978).

Специфические черты флор районов Ширака, проявляющиеся уже при сравнении спектров семейств, более рельефно выделяются при сравнении родовых спектров (табл. 2).

Во флоре Верхне-Ахурянского района 345 родов, Ширакского — 388. Большинство видов сосредоточено в родах с числом видов от 2 до 6 в Верхне-Ахурянском (57.4 %) и от 2 до 8 в Ширакском (58.9 %) районах. На крупные

ТАБЛИЦА 2

Родовые спектры флористических районов Ширака

Верхне-Ахурянский район				Ширакский район			
место	род	число видов	процент	место	род	число видов	процент
1	*Ranunculus*	13	1.7	1	*Astragalus*	30	3.2
2	*Carex*	10	1.3	2	*Centaurea*	18	1.9
3	*Allium*	10	1.3	3	*Allium*	13	1.4
4	*Astragalus*	9	1.2	4	*Ranunculus*	12	1.3
5	*Trifolium*	8	1.1	5	*Trifolium*	12	1.3
6	*Senecio*	8	1.1	6	*Verbascum*	11	1.2
7	*Alyssum*	8	1.1	7	*Medicago*	11	1.2
8	*Campanula*	8	1.1	8	*Nepeta*	11	1.2
9	*Alchemilla*	8	1.1	9	*Cirsium*	10	1.1
10	*Veronica*	8	1.1	10	*Silene*	10	1.1
11	*Centaurea*	7	0.9	11	*Veronica*	10	1.1

и средние роды в Верхне-Ахурянском районе приходится 16.6, в Ширакском — 19.9 % всех видов.

Первое место в родовом спектре Ширакского района занимает наиболее полиморфный в Ирано-Туране род *Astragalus* (30 видов). Интересным фактом является преобладание здесь атропатенских и армено-иранских астрагалов (15 из 30), собственно же армянских — всего 2 вида. В спектре Верхне-Ахурянского района этот род занимает четвертое место — всего 9 видов, причем 6 из них встречаются и в Ширакском районе. Столь разное положение в спектрах этого характернейшего для ирано-туранских, в частности армено-иранских, флор рода — одно из главнейших различий флор сравниваемых районов.

В спектре Верхне-Ахурянского района первое место занимает род *Ranunculus*. Наиболее характерной чертой этого рода здесь является преобладание голарктических и кавказских видов (половина всех имеющихся лютиков). В Ширакском районе в этом роде нет столь явно выраженного преобладания того или иного геоэлемента.

На втором месте в Ширакском районе — род *Centaurea* (18 видов, 11 из которых армянские). В Верхне-Ахурянском районе этот род представлен всего 7 видами (6 встречаются в Ширакском районе).

Характерно высокое положение в спектре Верхне-Ахурянского района рода *Carex* (голарктическая черта флоры, больше половины осок — бореальные виды). В Ширакском районе этот род с 6 видами не попадает в число средних по богатству родов и представлен в основном ирано-туранскими и понтически-сарматскими видами.

На третьем месте в спектрах обоих районов — род *Allium* — общедревне-средиземноморская черта сравниваемых флор. Это, как правило, узкоареальные иранские и кавказские виды, общие для обеих флор.

Примерно одинаковое положение в обоих спектрах занимает и род *Trifolium*. Очень интересно, по нашему мнению, отсутствие здесь средиземноморских видов клевера при преобладании палеарктических и европейских (в Ширакском районе, кроме того, обильны кавказские и малоазийско-кавказские виды).

В роде *Verbascum*, занимающем шестое место в спектре Ширакского района, преобладают армянские и армено-иранские виды при довольно большом участии понтических. Среди видов рода *Senecio*, представленного в Верхне-Ахурянском районе 8 видами, наиболее хорошо выражен кавказский геоэлемент. В Верхне-Ахурянском районе зарегистрированы 8 видов рода *Alyssum*, в Ширакском — 7 (в обоих районах преобладает древнесредиземноморский элемент). В обоих районах встречается по 8 видов рода *Campanula*, полиморфизм которого особенно характерен для Кавказа. Кавказской чертой флоры Верхне-Ахурянского района следует считать высокое положение в спектре рода *Alchemilla*, довольно слабо представленного в Ширакском районе. В спектре Ширакского района роды *Nepeta* и *Medicago* занимают 7 и 8 места, для Верхне-Ахурянского района они мало характерны.

В результате сравнения спектров родов и семейств Верхне-Ахурянского и Ширакского районов видно, что во флоре первого лучше выражены голарктические и кавказские черты, а сами спектры очень близки к спектрам флор Кавказской провинции. Спектры же Ширакского района характерны для Армено-Иранской провинции (Тахтаджян, 1978).

При хорологическом анализе флоры Ширака мы придерживались понятия о географическом элементе как о видах, входящих в состав данной флоры и обладающих сходным общим распространением (Клеопов, 1938; Толмачев, 1958, 1974; Камелин, 1973).

Для установления типов ареала видов, входящих в состав флоры Ширака, мы использовали наиболее часто употребляемую на Кавказе схему А. А. Гроссгейма (1936), несколько уточненную и видоизмененную нами (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Географические элементы во флорах районов Ширака

Тип ареала	Верхне-Ахурянский район		Ширакский район	
	число видов	процент	число видов	процент
Полихорный	13	1.7	13	1.3
Голарктический	64	8.5	39	4.0
Палеарктический	134	17.7	125	13.1
Европейский	53	7.0	59	6.2
Аркто-монтанный	3	0.4	1	0.1
Понтический	15	2.0	22	2.3
Паннонский	13	1.7	15	1.6
Сарматский	4	0.5	9	0.9
Средиземноморско-ирано-туранский	27	3.7	73	7.7
Средиземноморский	42	5.7	55	5.7
Средиземноморско-атлантический	—	—	1	0.1
Эвксино-гирканский	20	2.7	14	1.5
Переднеазиатский	61	8.1	93	9.8
Ирано-туранский	10	1.3	40	4.2
Армено-иранский	46	6.1	72	7.6
Армянский	43	5.7	60	6.3
Иранский	6	0.8	18	1.9
Атропатенский	20	2.7	58	6.1
Малокавказский	3	0.4	4	0.4
Восточнозакавказский	7	0.9	15	1.6
Малоазийский	46	6.1	54	5.7
Малоазийско-кавказский	49	6.5	35	3.7
Кавказский	64	8.5	58	6.1
Туранский	2	0.3	4	0.4
Горносреднеазиатский	2	0.3	4	0.4
Адвентивный	1	0.1	3	0.3

Кратко остановимся на основных типах ареала флоры Ширака.

Полихорный тип представлен в обоих районах равным числом в основном водных, рудеральных и сорных видов.

Голарктический тип значительно лучше представлен в Верхне-Ахурянском районе. Он объединяет очень разные по экологии и фитоценоциклу виды, однако большинство составляют водные и прибрежные растения. Некоторое преобладание видов с палеарктическим типом ареала в Верхне-Ахурянском районе по сравнению с Ширакским объясняется лучшей представленностью здесь водных местообитаний. Примерно одинаково во флорах обоих районов число видов с европейским типом ареала, большинство которых здесь широко распространено, а некоторые играют важную роль в сложении различных растительных группировок.

Совершенно ничтожно участие во флоре Ширака аркто-монтанных видов. Это связано с тем, что альпийская растительность встречается здесь очень небольшими участками и абсолютные высоты ее распространения не превышают 3100 м над ур. м.

Число видов со степным типом ареала (понтический, паннонский, сарматский) в Шираке ниже ожидаемого, но среди них много эдификаторов и соэдификаторов зональных типов растительности.

По 5.7 % в обеих флорах приходится на средиземноморский геоэлемент, при этом большинство видов — общие для обоих районов. В этом типе ареала объединены виды разной экологии и фитоценоцикла, однако отмечается некоторое преобладание видов, приуроченных к степям, степным кустарникам и фриганоидам.

Довольно существенно различие во влиянии на флоры обоих районов ближайших мезофильных центров — Эвксинского и Гирканского (2.7 % в Верхне-Ахурянском и 1.5 % в Ширакском районе). Вообще небольшое число эвксино-гирканских видов в Шираке — следствие главным образом отсутствия лесной и слабой представленности альпийской растительности, в которых, как правило, и встречаются эти виды в Южном Закавказье.

Во флоре Ширака довольно много видов с малоазийским типом ареала, включающим как целый ряд эдификаторов растительных сообществ, так и очень редкие, встречающиеся единично растения. Также довольно много во флоре Ширака видов с малоазийско-кавказским типом ареала (несколько лучше представлены в Верхне-Ахурянском районе). Очень значительно влияние на флору Ширака кавказской флоры. Большинство кавказских видов приурочено к лугостепям, субальпийским и альпийским группировкам.

В Ширакском районе значительно больше, чем в Верхне-Ахурянском, иранских и ирано-туранских видов. Объясняется это, очевидно, приуроченностью большинства из них к предгорному и нижнему (в Шираке) горному поясам. Обращает на себя также внимание вдвое большее процентное содержание (и почти втрое большее по числу видов) в Ширакском районе видов со средиземноморско-ирано-туранским типом ареала, встречающихся в своем большинстве во фриганоидных группировках, мало распространенных в Верхне-Ахурянском районе. Также велико участие во флоре Ширака переднеазиатских видов, многие из которых принимают активное участие в сложении растительного покрова, выступая в качестве эдификаторов и соэдификаторов различных растительных сообществ.

Велика роль во флорах обоих районов армено-иранских видов. Особенно значительно их участие в Ширакском районе, что, несомненно, говорит о его большей близости к Армено-Иранской провинции, нежели к Кавказской (Тахтаджян, 1978). Довольно много в Ширакском районе армянских и атропатенских видов, роль которых во флоре Верхне-Ахурянского района значительно меньше.

Остальные типы ареала представлены в Шираке очень малым числом видов и не могут играть существенной роли при характеристике флоры. Следует также отметить, что во флоре Ширака очень мало (всего 4) узколокальных эндемичных видов.

Таким образом, мы видим, что флоры обоих районов состоят в основном из древнесредиземноморских (в широком смысле) видов, их 59.8 % в Верхне-Ахурянском и 68.9 % в Ширакском. Следует отметить, что число древнесредиземноморских видов здесь по сравнению с другими более южными районами Армении не очень велико, например во флоре Мегринского района их 79 % (Сагателян, 1983). Следует учесть и тот факт, что в Верхне-Ахурянском районе большинство этих видов сосредоточено возле южной границы района.

Если для лучшей обозримости объединить близкие типы ареала, то получится следующая картина (табл. 4). В Верхне-Ахурянском районе по сравнению с Ширакским значительно больше голарктических, эвксино-гирканских и малоазийско-кавказских видов. В Ширакском же районе сразу обращает на себя внимание почти вдвое большее число армено-иранских видов. Также значительна разница в числе средиземноморских, переднеазиатских и ирано-туранских видов.

Таким образом, основываясь на флористическом районировании Земли (Тахтаджян, 1978) и учитывая данные наших исследований, считаем, что по границе между Верхне-Ахурянским и Ширакским районами проходит граница между Армено-Иранской и Кавказской провинциями, т. е. Верхне-Ахурянский

ТАБЛИЦА 4

Распределение типов ареала по крупным единицам

Тип ареала	Верхне-Ахурянский район		Ширакский район	
	число видов	процент	число видов	процент
Полихорный	13	1.7	13	1.3
Голарктический	254	33.6	224	23.4
Понтический	32	4.2	46	4.8
Средиземноморско-ирано-туранский	27	3.7	73	7.7
Средиземноморский	62	8.4	70	7.3
Эвксино-гирканский	20	2.7	14	1.5
Переднеазиатский	61	8.1	93	9.8
Ирано-туранский	10	1.3	40	4.2
Армено-иранский	125	16.6	227	23.9
Малоазийский	46	6.1	54	5.7
Малоазийско-кавказский	113	15.0	93	9.8

флористический район является южным краем Кавказской провинции, а Ширакский — северо-западной окраиной Армено-Иранской (в пределах Армянской подпровинции).

ЛИТЕРАТУРА

Армения. Серия «Советский Союз». М.: Мысль, 1966. 343 с. — *Буш Н. А.* Ботанико-географический очерк Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1935. 107 с. — *Гроссгейм А. А.* Опыт деления Южного Закавказья на флористические провинции. — Журн. Русск. бот. об-ва, 1925, № 9, с. 83—100. — *Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа. Баку: Изд-во АзФАН СССР, 1936. 257 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Баку: Изд-во АзФАН СССР, 1939, т. 1. 402 с. — *Гроссгейм А. А.*, *Сосновский Д. И.* Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края. Тифлис, 1927. 60 с. — *Гусейнов Ш. А.* Флора Центрального Дагестана (в пределах Акушинского района): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1973. 20 с. — *Иконников С. С.* Определитель высших растений Бадахшана. Л.: Наука, 1979. 400 с. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с. — *Карамышева З. В.*, *Рачковская Е. И.* Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1973. 279 с. — *Клеопов Ю. Д.* Проект классификации элементов для анализа флоры УССР. — Журн. Ин-та бот. АН УССР, 1938, т. 17, с. 209—219. — *Кузнецов Н. И.* Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. — Зап. СПб. акад. наук, 1909, т. 29, № 1. 174 с. — *Магакьян А. К.* Растительность Армянской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 276 с. — *Нуриев Р. М.* Флора и растительность горных степей НахАССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук, Баку, 1978. 26 с. — *Сагателян А. А.* Флора и растительность Мегринского района Армянской ССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ереван, 1983. 24 с. — *Сагателян А. А.*, *Файвуш Г. М.* Родовые спектры и географические элементы флор Мегри и Ширака. — Биол. журн. Арм., 1982а, т. 35, № 8, с. 661—667. — *Сагателян А. А.*, *Файвуш Г. М.* Сравнительный анализ флор Мегри и Ширака (спектры семейств). — Биол. журн. Арм., 1982б, т. 35, № 3, с. 208—213. — *Сосновский Д. И.* Ботанико-географические исследования в Ольтинском округе Карсской области. — Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва, Тифлис, 1915, кн. 28, вып. 5. 107 с. — *Тахтаджян А. Л.* Ботанико-географический очерк Армении. — Тр. Бот. ин-та АрмФАН СССР. Тбилиси; Ереван, 1941, т. 2. 179 с. — *Тахтаджян А. Л.* Карта районов флоры Армянской ССР. — В кн.: Флора Армении. Ереван, 1954, т. 1, с. 3. — *Тахтаджян А. Л.* Ботанико-географический очерк Араратской котловины. — В кн.: *Тахтаджян А. Л.*, *Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Л.: Наука, 1972, с. 7—37. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Толмачев А. И.* О количественной характеристике флор и флористических областей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 37 с. — *Толмачев А. И.* Некоторые современные представления флорогенетики: Тез. докл. делегат. съезда ВБО (май, 1957 г.), 1958, ч. 3, с. 1—55. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Файвуш Г. М.* Анализ флоры Ширака: Тез. докл. Республ. конф. молодых научн. сотр. и аспирантов, посвящ. 60-летию образования СССР. Ереван, 1982, с. 32—33. — *Ярошенко П. Д.* Смены растительного покрова Закавказья и их связи с почвенно-климатическими изменениями и деятельностью человека. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 242 с. — *Koch C.* Karte von dem Kaukasischen Isthmus und von Armenien. Berlin, 1850. 31 S. — *Regel C.* Vegetationzonen und Vegetationstuffen in der Türkei. — Fed. Rep., 1959, Bd 138, S. 230—282. — *Turril W. B.* The plantlife of the Balkan Peninsula. Oxford, 1929. 490 p. — *Walter H.* Das Problem der Zentralanatolischen Steppe. — Naturwiss., 1956, Bd 43, S. 97—102. — *Walter H.* Die Vegetation der Erde in Öko-physiologischer Betrachung, Bd 2. Jena: Gustav Fischer, 1968. 1002 S.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 29 III 1985.

УДК 581.9 (571.65) Бот. журн., т. 71, № 10

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

К ФЛОРЕ КОЛЫМСКО-АНАДЫРСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА

V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA.

ON THE FLORA OF THE KOLYMA AND ANADYR RIVERS WATERSHED

Приводится и обсуждается видовой состав пяти конкретных флор сосудистых растений из района перевала «Пеледонские ворота» на водоразделе рек Колымы и Анадырь. Дается краткая характеристика биогеографических условий района и особенностей местной флоры, насчитывающей 372 вида.

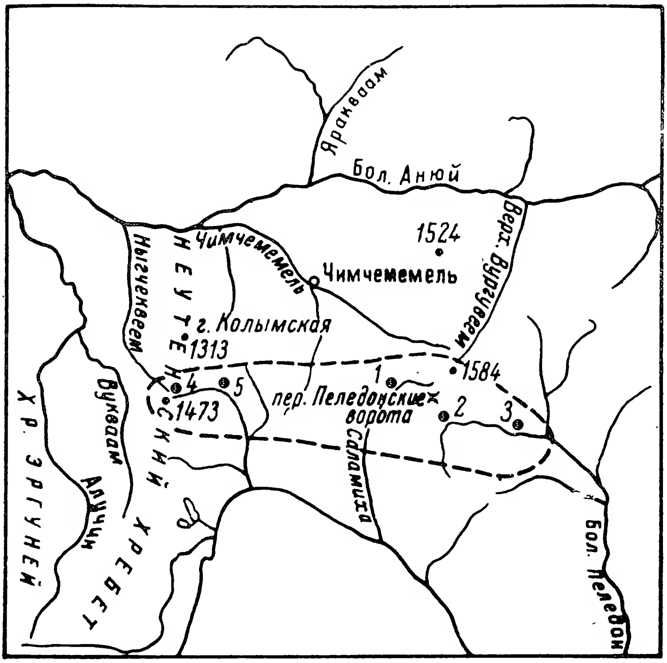
Водораздел рек Колымы и Анадырь имеет протяженность в несколько сотен километров и проходит извилистой линией через малодоступные горно-тундровые территории от района оз. Эльгыгытгын на юго-запад до бассейна р. Пенжины. Ботаническое изучение этих территорий началось лишь в последние годы. Авторы обследовали флору района, примыкающего к перевалу «Пеледонские ворота», традиционно считающегося одним из наиболее удобных путей для наземного передвижения из бассейна р. Колымы в бассейн р. Анадырь. Именно здесь проходит водораздел между р. Чимчемемель, являющейся левым притоком р. Большой Анюй, входящей в систему р. Колымы, и реками Большой Пеледон, Левая Саламиха из системы р. Анадырь. Была обследована также флора окрестностей оз. Друмлинного, расположенного на водоразделе рек Большой Анюй и Яблон — правого притока р. Анадырь, — к западу от перевала «Пеледонские ворота» (см. картосхему).

Район находится на стыке Анюйского нагорья и Анадырского плоскогорья, где круто вздымающиеся горные гряды, прорезаемые узкими долинами, характерными для восточной части Анюйского нагорья, сменяются обычными в Анадырском плоскогорье сравнительно мягкими формами рельефа с плоскими увалами, постепенно переходящими в широкие долины. В долинах рек анадырского бассейна, в большинстве случаев ориентированных с севера на юг, на дренированных склонах отмечаются участки лиственничных редколесий — преимущественно лишайниковых и мохово-лишайниковых, а местами — заросли *Pinus pumila*. В поймах обычны заросли кустарниковых ив, а местами и небольшие рощи чозении. Верховья р. Чимчемемель и соседних левых притоков р. Большой Анюй совершенно безлесны, кедровый стланик также отсутствует, заросли ив в поймах низкорослы. Для района характерны резкие перепады температуры воздуха в течение суток, связанные с континентальностью климата и высотой над уровнем моря: высшая точка перевала «Пеледонские ворота» находится на высоте 990 м, а днища речных долин имеют гипсометрические отметки порядка 400—500 м. Сильные ночные заморозки в летнее время (особенно в конце июля) — обычное явление во многих долинах. В этот период нередко от низких температур гибнет листва на кустарниках и даже хвоя лиственниц, отмирают генеративные побеги многих травянистых растений. Дневные же температуры в июле—августе временами достигают 25—30 °С. Летние осадки, по-видимому, весьма незначительны, и сырые, переувлажненные местообитания почти не встречаются, зато широко распространены, особенно на склонах южной экспозиции, сухие щебнистые осыпи, слабо зарастающие кустарничками, травами и лишайниками. В целом в растительном покрове преобладают кустарничково-травяно-моховые и кустарничково-травяно-мохово-лишайниковые сообщества.

Во флоре исследованного нами района выявлены 372 вида сосудистых растений, в то время как в каждой из пяти конкретных флор (КФ) было учтено от 227 до 286 видов.[1] Помещенная ниже аналитическая таблица (см. табл. 2) дает представление о количественных соотношениях географических элементов в отдельных КФ и во флоре района в целом, а также характеризует степень флористической однородности исследованной территории. Из пяти обследован-

---

[1] Флористические исследования проводились методом конкретных флор, предложенным А. И. Толмачевым (1932а, б, 1935, 1974).



Картосхема района работ.

Местоположение конкретных флор: *1* — р. Левая Саламиха, *2* — р. Большой Пеледон, *3* — р. Ягодная, *4* — оз. Друмлинное, *5* — р. Сох. *Штриховой линией* обозначена граница района работ.

ных КФ только одна может считаться горно-тундровой в узком смысле слова. Это КФ-4, населяющая совершенно безлесную территорию с альпинотипным рельефом в окрестностях ледникового оз. Друмлинного, откуда берет начало р. Сох. Четыре остальные КФ относятся к лесотундровым территориям, где площадь лиственничных редколесий и пойменных древесно-кустарниковых сообществ составляет 15—35 %. Этим объясняется та значительная роль, которую играют в сложении флоры района гипоаркто-монтанные и арктобореальные виды (см. табл. 2). Именно поэтому региональная флора окрестностей перевала «Пеледонские ворота» (ниже она обозначается как флора района ПВ) с полным основанием может быть отнесена к флорам гипоарктического типа — к ряду горных лесотундровых флор, очень характерных для южной части Анюйского нагорья.

Многие количественные показатели, характеризующие отдельные КФ и флору района ПВ в целом, чрезвычайно близки к аналогичным показателям, приводившимся для флоры Люпвеемского горного массива (ЛГМ) (Заславская, Петровский, 1983). Примечательно, что по сравнению с флорой ЛГМ — территории, расположенной значительно севернее, флора района ПВ содержит бо́льший процент арктических и арктоальпийских видов, а доля видов бореальной фракции в ней значительно ниже. Подобное явление, уже неоднократно отмечавшееся в Анюйском нагорье (Заславская, 1982), несомненно объясняется отчетливо выраженным горным рельефом и сравнительно суровой природной обстановкой, характерной для рассматриваемого нами района. Нахождение здесь таких арктических и преимущественно арктических видов, как *Poa arctica* var. *vivipara*, *Festuca hyperborea*, *Eriophorum triste*, *Luzula nivalis*, *Salix reptans*, *Rumex arcticus*, *Ranunculus pygmaeus*, *Draba pilosa*, *Saxifraga cespitosa*, *S. serpyllifolia*, *Potentilla subvahliana*, *Taraxacum arcticum*, наглядно иллюстрирует этот факт. По флористическому составу флоры обоих районов весьма сходны: они имеют 304 общих вида, что составляет более 70 % флоры ЛГМ и почти 82 % флоры района ПВ. Особенностью флоры ПВ является отсутствие представителей родов *Alopecurus* и *Deschampsia* и таких видов, как *Arctophila fulva*, *Hierochloë pauciflora* и других, что можно объяснить высотным положением района и отсутствием соответствующих экотопов, обусловленным также гидрологическим режимом территории. Можно предположить, что целый ряд гигрофильных и мезофильных видов, относящихся к бореальной и гипоарктической фракциям, остались неучтенными из-за их редкой встречаемости и малочисленности местных популяций. Уже сама малочисленность видов этих категорий является характерным признаком данной региональной флоры. Флора ЛГМ на 17 % богаче флоры района ПВ (62 вида). В числе этих 62 видов наиболее характерна и многочисленна группа таксонов, тяготеющая к известьсодержащим субстратам (см.: Заславская, Петровский, 1983). Обращает на себя внимание тот факт, что в районе ПВ на выходах основных силикатных пород нередко отмечаются виды, обычные в ЛГМ на известьсодержащих породах. Среди них чаще других встречаются *Kobresia sibirica*, *K. simpliciuscula*, *Carex atrofusca*, *C. scirpoidea*, *Salix recurvigemmis*, *Silene acaulis*, *Minuartia stricta*, *Papaver paucistaminum*, *Rhododendron parvifolium*, *Arctous erythrocarpa*, *Senecio resedifolius* и др. Среди позитивных отличий флоры района ПВ от флоры ЛГМ существенным является наличие в первой флоре серии видов, не отмеченных западнее оз. Друмлинного. Известно, что водоразделы крупных бассейнов нередко оказываются заметными биогеографическими рубежами. Очень вероятно, что и в районе ПВ проходят границы ареалов нескольких видов растений. Похоже, что именно здесь намечается северная граница сплошного распространения *Rhododendron aureum* и *Cassiope ericoides*. Здесь же отмечены крайние западные на Чукотке местонахождения *Poa pekulnejensis*, *Luzula unalaschkensis*, *Gastrolychnis macrosperma*, *Cardamine digitata*, *Saxifraga calycina*, *Senecio kjellmannii*, а также самые восточные местонахождения *Roegneria turuchanensis* и *Draba ochroleuca*. Во флоре района ПВ и во флоре ЛГМ наиболее характерной является группа чукотско-охотских видов, присущих в основном горным районам Северо-Восточной Азии. В первой флоре таких видов насчитывается 29, во второй — 24. Именно такие чукотские и чукотско-охотские виды, как *Poa pekulnejensis*, *Trollius chartosepalus*, *Dicentra peregrina*, *Oxytropis schmorgunovae*, *Taraxacum soczavae*, *T. petrovskyi*, отсутствующие во флоре ЛГМ и отмеченные во флоре района ПВ, составляют специфику флор восточных районов Анюйского нагорья. Эту специфику усиливает серия чукотско-западноамериканских видов, в числе которых уже упоминавшиеся выше *Gastrolychnis macrosperma*, *Cardamine digitata*, *Senecio kjellmannii*, а также *Cardamine microphylla*, *Bupleurum triradiatum* и др.

Таким образом, флора района ПВ имеет несомненные отличия от флоры ЛГМ, а также от флор других западных районов Анюйского нагорья и с полным основанием может быть отнесена к тому ряду горно-тундровых флор Чукотской флористической провинции, который предварительно можно назвать восточноанюйским. Район ПВ занимает пограничную территорию на рубеже Арктической и Бореальной флористических областей. Нами он включается в состав Арктической области, но не исключено, что другими исследователями эта территория может быть отнесена к Бореальной области. В таком случае район ПВ, по-видимому, должен быть включен в состав Анюйской подпровинции Восточносибирской провинции (Юрцев, 1974). Однако характеристика этой подпровинции еще очень неопределенна. В то же время степень сходства флоры района ПВ с флорами Анюйской подпровинции Чукотской провинции изучена достаточно полно. Сравнение КФ района ПВ с КФ других пунктов Чукотской провинции также указывает на несомненное и наибольшее сходство наших пяти КФ именно с КФ пунктов, расположенных в восточной и юго-восточной частях Анюйского нагорья (Илирнейский кряж, восточная часть Анюйского хребта, левобережная часть бассейна р. Большой Анюй).

Сравнительные данные по пяти КФ (табл. 1, 2) свидетельствуют, что флора района ПВ достаточно однородна как в отношении видового состава, так и по представительству географических элементов в разных частях этой относительно небольшой горной территории. Необычно низкий процент чукотско-охотских видов в КФ «р. Большой Пеледон» и «р. Ягодная» определенно обусловлен преобладанием на территории этих флор относительно мягких форм рельефа и соответственно бо́льшим распространением лесных и кустарниковых сообществ, тогда как чукотско-охотская группа представлена преимущественно видами горно-тундровыми или тяготеющими к специфическим местообитаниям

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав конкретных флор

Вид	Р. Левая Саламиха	Р. Большой Пеледон	Р. Ягодная	Оз. Друмлинное	Р. Сох
	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	—	+	—	+	+
W. glabella R. Br.	+	+	+	—	+
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	+	+	+	+	+
Dryopteris fragrans (L.) Schott	+	+	+	+	+
Botrychium lunaria (L.) Sw.	+	+	—	—	+
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+	+	+	+	+
E. scirpoides Michx.	+	+	+	+	+
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr.	+	+	+	+	+
Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* Tolm.	+	+	+	+	+
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	+	+	+	+	+
Larix cajanderi Mayr	+	+	+	+	+
Pinus pumila (Pall.) Regel	+	+	+	+	+
Sparganium hyperboreum Laest.	—	+	—	—	—
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	+
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	+	+	+	+	+
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	+	+	+
Agrostis anadyrensis Socz.	—	—	+	—	—
Calamagrostis holmii Lange	+	+	+	+	+
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	—	+	+	—	+
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	+	+	+	—	+
C. purpurea (Trin.) Trin.	—	+	+	—	+
C. purpurascens R. Br.	—	—	+	—	—
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	+	+	+	+	+
Pleuropogon sabinii R. Br.	—	—	—	—	+
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	+	+	—	+	—
P. arctica R. Br.	+	+	+	+	+
P. arctica var. *vivipara* Hook.	—	—	—	—	+
P. glauca Vahl	+	+	+	+	+
P. malacantha Kom.	+	+	+	+	+
P. paucispicula Scribn. et Merr.	+	+	+	+	+
P. pekulnejensis Jurtz. et Tzvel.	—	—	—	—	+
P. pratensis L.	+	+	+	+	+
P. pseudoabbreviata Roshev.	+	+	—	+	—
Festuca altaica Trin.	+	+	+	+	+
F. auriculata Drob.	+	—	—	—	+
F. brachyphylla Schult. et Schult.	+	+	+	+	+
F. brevissima Jurtz.	+	+	+	+	+
F. hyperborea Holmen	+	+	+	+	+
F. rubra L. s. str.	—	—	—	—	+
F. vivipara (L.) Smith	—	—	—	—	+
Bromus arcticus Shear	—	—	—	+	—
B. pumpellianus Scribn.	+	+	+	+	+
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	+	+	+	—	+
R. jacutensis (Drob.) Nevski	+	+	—	—	—
R. kronokensis (Kom.) Tzvel.	—	—	—	—	+
R. macroura (Turcz.) Nevski	+	+	+	—	+
R. turuchanensis (Reverd.) Nevski	—	—	—	—	+
R. scandica Nevski	+	—	—	—	+
R. villosa V. Vassil.	+	—	—	—	+
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	+	+	+	+
Eriophorum brachyantherum Trautv. et C. A. Mey.	—	+	+	—	+
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey.	+	+	+	+	+
E. polystachyon L.	+	+	+	+	+
E. russeolum Fries	—	+	—	+	+
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	+	+	+
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve	+	+	+	+	+
E. vaginatum L.	+	+	+	+	+
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr.	—	+	+	—	+
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	+	+	+	+	+
K. sibirica Turcz. ex Ledeb.	—	—	—	—	+
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz.	—	+	+	—	+
Carex atrofusca Schkuhr	+	+	—	+	+
C. capitata L.	+	+	+	—	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Р. Левая Саламиха	Р. Большой Пеледон	Р. Ягодная	Оз. Друмлинное	Р. Сох
	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5
Carex chordorrhiza Ehrh.	—	—	—	—	+
C. curta Good.	—	—	—	—	+
C. bonanzensis Britt.	—	—	—	—	+
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	+	+	+	+	+
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	+	+	+	+
C. glacialis Mackenz.	—	—	+	—	+
C. gynocrates Wormsk.	—	+	+	+	+
C. holostoma Drej.	—	+	+	+	+
C. lugens H. T. Holm.	+	+	+	+	+
C. marina Dew.	—	—	—	+	+
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	+	+	+	+	+
C. misandra R. Br.	+	+	+	+	+
C. norvegica Retz.	—	+	—	—	—
C. obtusata Liljebl.	+	—	—	—	+
C. podocarpa R. Br.	+	+	+	+	+
C. quasivaginata Clarke	+	+	+	+	+
C. rostrata Stokes	—	—	—	—	+
C. rotundata Wahlenb.	—	—	—	+	+
C. rupestris Bell. ex All.	+	+	+	+	+
C. saxatilis subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	+	+	+
C. scirpoidea Michx.	+	+	+	+	+
C. spaniocarpa Steud.	—	—	—	+	—
C. stans Drej.	—	+	+	+	+
C. tenuiflora Wahlenb.	—	—	—	—	+
C. tripartita All.	+	+	—	—	—
C. williamsii Britt.	—	—	+	+	—
Juncus albescens (Lange) Fern.	+	—	—	—	—
J. biglumis L.	+	+	+	+	+
J. castaneus Smith	+	+	—	—	—
J. leucochlamys Zing. ex Krecz. var. *borealis* Tolm.	—	—	+	—	+
J. triglumis L.	—	—	+	+	+
Luzula confusa Lindeb.	+	+	+	+	+
L. multiflora (Retz.) Lej.	+	+	+	+	+
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	+	+
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	+	+	+	—	+
L. rufescens Fisch. ex E. Mey.	+	+	—	—	—
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	+	—	—	—	—
L. unalaschkensis (Buchen.) Satake	+	+	+	+	+
Tofieldia coccinea Richards.	+	+	+	+	—
T. pusilla (Michx.) Pers.	+	+	+	—	+
Veratrum oxysepalum Turcz.	+	+	+	+	+
Allium strictum Schrad.	—	—	—	—	+
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	+	+	—	+	+
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	—	+	+	+	—
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	—	+	+	—	—
Salix alaxensis Cov.	+	+	+	+	+
S. anadyrensis Flod.	+	+	+	—	—
S. arctica Pall.	—	+	—	+	+
S. arctica Pall. subsp. *jamu-taridensis* (A. Skvorts.) Petrovsky	—	+	—	—	—
S. boganidensis Trautv.	+	—	+	+	+
S. fuscescens Anders.	+	+	+	+	+
S. glauca L.	+	+	+	+	+
S. hastata L.	+	+	+	+	+
S. krylovii E. Wolf	+	+	+	+	+
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	+	+	+	+	+
S. phlebophylla Anderss.	+	+	—	+	+
S. polaris Wahlenb.	+	+	+	+	+
S. pulchra Cham.	+	+	+	+	+
S. recurvigemmis A. Skvorts.	+	+	+	+	+
S. reptans Rupr.	—	—	—	+	+
S. reticulata L.	+	+	+	+	+
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	+	+	+	+
S. schwerinii E. Wolf	+	+	+	—	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Р. Левая Саламиха	Р. Большой Пеледон	Р. Ягодная	Оз. Друмлинное	Р. Сох
	КФ-1	**КФ-2**	**КФ-3**	**КФ-4**	**КФ-5**
Salix sphenophylla A. Skvorts.	+	+	+	+	+
S. tschuktschorum A. Skvorts.	+	+	+	+	+
S. udensis Trautv. et Mey.	—	—	—	—	+
Populus suaveolens Fisch.	—	—	+	—	—
Betula exilis Sukacz.	+	+	+	+	+
B. middendorffii Trautv. et Mey.	—	+	+	—	+
Alnus fruticosa Rupr.	+	+	+	+	+
Oxyria digyna (L.) Hill	+	+	+	+	+
Rumex arcticus Trautv.	—	—	—	—	+
Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	+	+	+
P. tripterocarpum A. Gray	+	+	+	+	+
P. viviparum L.	+	+	+	+	+
Koenigia islandica L.	—	+	+	—	+
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	+	+	—	—	—
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	+	+	+
S. dahurica Willd. ex Schlecht.	+	—	—	—	—
S. edwardsii R. Br.	—	+	—	—	—
S. fischeriana Ser.	+	+	+	+	+
S. laxmannii Fisch. ex Ser.	—	+	—	—	—
S. monantha Hult.	—	—	—	+	—
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	+	+	—	—	—
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+
C. jenisejense Hult.	+	—	+	—	+
C. maximum L.	—	—	—	—	+
Sagina intermedia Fenzl	—	+	+	—	—
Minuartia arctica (Stev. et Ser.) Graebn.	—	+	—	—	—
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	+	+	+	—	+
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	+	+	—	+	—
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	+	+	+	+	+
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	+	+	+	+	+
M. stricta (Sw.) Hiern	+	+	+	—	+
M. verna (L.) Hiern	—	+	—	—	+
Arenaria capillaris Poir.	+	+	+	+	+
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	+	+	+	+	—
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeil	+	+	+	—	+
Silene stenophylla Ledeb.	+	+	+	+	+
S. acaulis (L.) Jacq.	+	+	—	+	+
Gastrolichnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	+	+	—	+	+
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	+	+	—	+	+
G. macrosperma (A. E. Porsild) Tolm. et Kozhan.	+	—	+	—	—
Dianthus repens Willd.	+	+	+	+	+
Caltha arctica R. Br.	+	+	+	+	+
Trollius chartosepalus Schipcz.	+	+	+	+	+
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	+	+	+	+	+
D. brachycentrum Ledeb.	+	—	—	—	—
Aconitum productum Reichenb.	—	+	+	+	+
Anemone richardsonii Hook.	+	+	+	+	+
A. sibirica L.	+	+	+	+	+
Pulsatilla dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	—	+	+	—	+
P. multifida (G. Pritz.) Juz.	+	+	+	+	+
Oxygraphis glacialis (Frisch.) Bunge	—	+	—	—	—
Ranunculus affinis R. Br.	+	—	—	+	+
R. gmelinii DC.	+	+	—	—	+
R. grayi Britt.	+	—	—	—	—
R. hyperboreus Rottb.	—	—	—	—	+
R. lapponicus L.	+	—	—	—	—
R. monophyllus Ovcz.	+	—	—	—	+
R. nivalis L.	+	+	+	+	+
R. pygmaeus Wahlenb.	—	+	+	+	+
R. punctatus Jurtz.	—	—	—	—	+
R. sulphureus C. J. Phipps	+	+	+	+	+
R. turneri Greene	—	—	—	+	+
Thalictrum alpinum L.	+	+	+	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Р. Левая Саламиха	Р. Большой Пеледон	Р. Ягодная	Оз. Друмлинное	Р. Сох
	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5
Papaver detritophilum Petrovsky	+	—	—	+	+
P. hypsipetes Petrovsky	+	—	—	+	—
P. lapponicum (Tolm.) Nordh.	+	+	—	+	—
P. minutiflorum Tolm.	+	—	—	—	—
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	+	—	+	+	+
P. radicatum Rottb.	—	—	—	—	+
Dicentra peregrina (Rudolph) Makino	+	+	+	+	—
Corydalis arctica M. Pop.	+	+	+	+	+
Eutrema edwardsii R. Br.	+	+	+	+	+
Erysimum hieracifolium L.	—	—	+	—	—
E. pallasii (Pursh) Fern.	+	—	—	—	—
Cardamine bellidifolia L.	+	+	+	+	+
C. digitata Richards.	—	—	+	—	—
C. hyperborea O. E. Schulz	+	+	+	+	+
C. microphylla Adams	—	+	—	—	—
Arabis umbrosa Turcz.	—	+	+	—	—
Parrya nudicaulis (L.) Regel	+	+	+	+	+
Draba cinerea Adams	—	—	—	—	+
D. fladnizensis Wulf.	+	+	—	+	+
D. hirta L.	+	+	+	+	+
D. juvenilis Kom.	+	+	+	+	+
D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch	+	—	—	+	—
D. lonchocarpa Rydb.	+	+	—	+	—
D. nivalis Liljebl.	+	+	+	+	+
D. ochroleuca Bunge	+	+	—	—	—
D. pauciflora R. Br.	—	—	—	+	—
D. pilosa DC.	—	+	—	—	+
D. pseudopilosa Pohle	+	+	+	+	+
D. stenopetala Trautv.	—	+	—	—	—
Rhodiola atripurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey.	—	—	—	—	+
Saxifraga cespitosa L.	+	+	—	—	—
S. calycina Sternb.	—	—	—	+	—
S. cernua L.	+	+	+	+	+
S. eschscholtzii Sternb.	+	+	+	+	+
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	+	+
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	+	+	+
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk.	+	+	+	+	—
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	+	+	+	+	+
S. hirculus L.	+	+	—	+	+
S. nelsoniana D. Don	+	+	+	+	+
S. nivalis L.	+	+	+	+	+
S. oppositifolia L.	—	—	—	+	—
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	—	—	—	+	+
S. punctata L. (=*S. redowskiana* Sternb.)	+	+	—	+	—
S. hyperborea R. Br.	+	+	+	+	+
S. serpyllifolia Pursh	+	—	—	+	+
S. setigera Pursh	—	—	—	+	+
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	+	+	+	+	+
Chrysosplenium alternifolium L.	+	+	+	+	+
Ch. alternifolium L. subsp. *arctomontanum* Petrovsky	+	+	—	—	—
Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fries	+	—	—	—	+
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+
P. palustris L.	+	+	+	+	+
Ribes triste Pall.	+	+	+	—	+
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.	—	+	—	—	—
Rubus arcticus L.	+	+	+	+	+
R. chamaemorus L.	+	+	—	—	+
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	+	+	+	+	+
Comarum palustre L.	+	—	—	—	+
Potentilla anachoretica Soják	+	—	—	—	+
P. arenosa (Turcz.) Juz.	+	—	—	—	+
P.×*borealis* Soják	—	—	—	—	+
P. crebridens Juz.	+	—	—	+	+
P. elegans Cham. et Schlecht.	—	—	—	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Р. Левая Саламиха	Р. Большой Пеледон	Р. Ягодная	Оз. Друмлинное	Р. Сох
	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5
Potentilla ×*gorodkovii* Jurtz.	—	—	—	+	—
P. hyparctica Malte	—	—	—	+	+
P. hyparctica Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky	—	—	—	+	+
P. nivea subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	+	+	+	+	+
P. ×*petrovskyi* Soják	+	—	—	—	+
P. stipularis L.	+	+	+	+	+
P. nudicaulis Willd. ex Schlecht.	+	+	—	—	—
P. uniflora Ledeb.	+	+	+	+	+
P. subvahliana (Lehm.) Jurtz.	+	—	—	—	—
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	+	+	+	+	+
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	+	+	+	+	+
Dryas grandis Juz.	+	+	+	—	+
D. incisa Juz.	+	—	—	—	—
D. punctata Juz.	+	+	+	+	+
Rosa acicularis Lindl.	+	+	+	+	+
Astragalus alpinus L.	+	+	+	+	+
A. frigidus (L.) A. Gray	+	+	+	+	+
A. kolymensis Jurtz.	+	+	+	+	+
A. schelichovii Turcz.	+	+	+	+	+
A. tugarinovii Basil.	+	—	—	+	+
A. umbellatus Bunge	+	+	—	+	+
Oxytropis czukotica Jurtz.	+	+	+	+	+
O. maydelliana Trautv.	+	+	+	+	+
O. mertensiana Turcz.	+	—	—	—	—
O. middendorffii Trautv. subsp. *coerulescens* Jurtz. et Petrovsky	+	—	—	+	+
O. schmorgunovae Jurtz.	+	—	—	—	—
O. semiglobosa Jurtz.	+	—	—	—	—
O. vassilczenkoi Jurtz.	+	+	+	+	+
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.	+	+	+	+	+
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	+	+	+	+	+
Viola epipsiloides A. et D. Löve	—	+	+	—	+
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	+	+	+	+
Ch. latifolium (L.) Holub	+	+	+	+	+
Epilobium arcticum Sam.	—	—	+	+	+
E. palustre L.	—	—	—	—	+
Hippuris vulgaris L.	+	—	—	—	—
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	—	—	—	—	+
Pachypleurum alpinum Ledeb.	—	—	—	—	+
Pyrola grandiflora Radius	+	+	+	+	+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	+	+	+	+	+
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	+	+	+
Rhododendron aureum Georgi	+	+	+	+	+
R. parvifolium Adams	+	+	+	+	+
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don	—	—	+	—	—
C. tetragona (L.) D. Don	+	+	+	+	+
Andromeda polifolia L.	+	+	+	+	+
Arctous alpina (L.) Niedenzu	+	+	+	+	+
A. erythrocarpa Small	+	+	+	+	+
Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	+	+	+
V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange	+	+	+	+	+
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	+	+	+	+	+
Androsace chamaejasme Wulf.	+	—	+	—	+
A. ochotensis Willd. ex Roem et Schult.	+	—	+	+	+
A. septentrionalis L.	—	—	—	—	+
Gentiana algida Pall.	+	+	+	+	+
G. barbata Froel.	—	—	+	—	—
G. glauca Pall.	—	+	+	+	+
G. tenella Rottb.	+	+	+	—	+
Polemonium acutiflorum Willd.	+	+	+	+	+
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg.	+	—	—	+	+
Eritrichium tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	+	—	—	+	+
E. villosum (Ledeb.) Bunge	+	+	+	+	+

Вид	Р. Левая Саламиха	Р. Большой Пеледон	Р. Ягодная	Оз. Друмлинное	Р. Сох
	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5
Dracocephalum palmatum (Willd.) Standl.	+	+	+	+	+
Lagotis minor (Willd.) Standl.	+	+	+	+	+
Castilleja rubra (Drob.) Rebr.	+	+	+	+	+
Pedicularis adamsii Hult.	+	+	+	+	+
P. amoena Adams ex Stev.	+	+	+	+	+
P. capitata Adams	+	+	+	—	—
P. labradorica Wirsing	+	+	+	+	+
P. lapponica L.	+	+	+	+	+
P. oederi Vahl	+	+	+	+	+
P. sudetica Willd. s. l.	—	+	—	—	—
P. sudetica subsp. *albolabiata* Hult.	+	—	—	+	+
Pinguicula villosa L.	+	+	—	—	—
Galium boreale L.	+	+	+	+	+
G. verum L.	+	—	—	—	—
Valeriana capitata Pall. ex Link	+	+	+	+	+
Aster alpinus L.	+	+	—	—	+
Erigeron eriocephalus J. Vahl	—	+	—	—	+
E. politus Fries	+	+	—	—	+
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman	+	+	+	—	+
A. villifera Boriss.	—	+	—	—	—
Tanacetum boreale Fries ex DC.	—	+	+	—	+
Artemisia arctica Less.	+	+	+	+	+
A. borealis Pall.	+	+	+	+	+
A. glomerata Ledeb.	+	+	+	+	+
A. furcata Bieb.	+	+	+	+	+
A. kruhsiana Bess.	+	+	+	+	+
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke	+	+	+	+	+
A. tilesii Ledeb.	—	+	+	—	+
Nardosmia glacialis Ledeb.	+	+	+	+	+
N. gmelinii Turcz. ex DC.	+	+	—	+	+
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	+	+	+	+	+
Senecio frigidus (Richards.) Less.	+	+	+	+	+
S. integrifolius (L.) Clairv.	+	—	—	+	—
S. kjellmanii A. Pors.	—	+	—	+	+
S. resedifolius Less.	—	+	+	+	+
S. tundricola Tolm.	+	+	+	+	+
Saussurea oxyodontha Hult.	—	—	—	+	+
S. schanginiana (Wydl.) Fisch. ex Herd.	+	—	—	—	—
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	+	+	+	+	+
Taraxacum alascanum Rydb.	—	+	+	—	—
T. albescens Dahlst.	+	—	—	—	—
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	+	—	+	+	—
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.	+	+	+	+	+
T. croceum Dahlst.	+	—	—	—	—
T. jurtzevii Tzvel.	+	—	—	—	—
T. korjakorum Chark. et Tzvel.	—	+	—	—	—
T. lateritium Dahlst.	—	+	—	—	—
T. macilentum Dahlst.	+	+	+	+	+
T. macroceras Dahlst.	—	+	—	—	—
T. petrovskyi Tzvel.	+	—	—	—	—
T. sibiricum Dahlst.	+	+	—	+	+
T. soczavae Tzvel.	+	—	+	+	—
T. zhukovae Tzvel.	+	—	—	—	—
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	+	+	+	+	+
C. nana Richards.	+	—	—	+	+
Всего видов в конкретной флоре	270	263	227	236	286
Итого видов в суммарных флорах	315		—	311	
Видов, общих для КФ 1-2; 4-5	217		—	211	
Мера сходства Жаккара (%) для КФ 1-2; 4-5	68.9		—	67.8	
Мера сходства Серенсена (%) для КФ 1-2; 4-5	81.6		—	80.8	

Видов, общих для всех пяти КФ, — 163 (43.8 % всей флоры района)

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов в конкретных флорах (КФ) района и во флоре района в целом (в числителе — число видов, в знаменателе — процент от общего числа видов каждой флоры)

Долготные и широтные географические группы	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5	Флора района в целом	КФ-1 + КФ-2	КФ-1 + КФ-3	КФ-2 + КФ-3	Всего в первых трех КФ	КФ-4 + КФ-5
Циркумполярная	84 31.2	92 35.0	73 32.1	74 31.3	100 35.0	116 31.2	100 31.7	95 31.3	95 33.8	100 30.6	106 34.0
Восточносибирская	32 11.8	33 12.6	30 13.2	26 11.0	31 10.8	43 11.6	39 12.4	39 12.9	36 12.8	39 11.9	32 10.4
Восточносибирско-западноамериканская	26 9.6	27 10.3	23 10.1	27 11.5	28 9.8	37 9.9	31 9.8	30 9.9	29 10.3	37 11.3	32 10.4
Чукотско-охотская	24 8.9	8 3.0	10 4.4	16 6.8	17 5.9	29 7.8	24 7.6	24 7.9	10 3.5	24 7.6	21 6.7
Чукотско-западноамериканская	19 7.0	21 8.0	17 7.4	21 8.9	17 5.9	28 7.5	23 7.3	20 6.6	23 8.2	23 7.0	20 6.4
Сибирско-американская	15 5.6	17 6.5	18 7.9	17 7.2	17 5.9	21 5.6	18 5.7	19 6.3	19 6.7	21 6.4	19 6.1
Сибирско-западноамериканская	17 6.3	14 5.3	11 4.8	10 4.2	15 5.3	21 5.6	18 5.7	15 5.0	16 5.7	19 5.8	15 4.8
Евразийско-западноамериканская	17 6.3	15 5.7	14 6.2	14 5.9	19 6.7	19 5.1	18 5.7	18 5.9	16 5.7	18 5.5	19 6.1
Восточносибирско-американская	11 4.1	10 3.8	10 4.4	10 4.2	13 4.6	16 4.3	12 3.8	13 4.3	10 3.5	13 4.0	13 4.2
Евразийская	9 3.3	8 3.0	7 3.0	7 3.0	9 3.1	14 3.8	10 3.2	9 3.0	8 2.8	10 3.0	10 3.2
Сибирская	7 2.6	9 3.4	6 2.6	6 2.6	8 2.8	12 3.2	10 3.2	9 3.0	10 3.5	10 3.0	9 2.9
Чукотско-американо-западноевразийская	5 1.8	6 2.3	6 2.6	4 1.7	8 2.8	9 2.4	8 2.6	7 2.3	6 2.1	8 2.4	8 2.6
Чукотско-американская	4 1.5	3 1.1	3 1.3	4 1.7	4 1.4	7 1.9	4 1.3	5 1.6	4 1.4	5 1.5	7 2.2
Всего во флоре района	270 100.0	263 100.0	227 100.0	236 100.0	286 100.0	372 100.0	315 100.0	303 100.0	282 100.0	327 100.0	311 100.0

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Долготные и широтные географические группы	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5	Флора района в целом	КФ-1 + КФ-2	КФ-1 + КФ-3	КФ-2 + КФ-3	Всего в первых трех КФ	КФ-4 + КФ-5
Арктическая	$\frac{26}{9.6}$	$\frac{16}{6.1}$	$\frac{15}{6.6}$	$\frac{18}{7.6}$	$\frac{23}{8.0}$	$\frac{37}{9.9}$	$\frac{33}{10.5}$	$\frac{27}{8.9}$	$\frac{20}{7.1}$	$\frac{35}{10.7}$	$\frac{26}{8.4}$
Метаарктическая	$\frac{59}{21.8}$	$\frac{56}{21.3}$	$\frac{43}{19.0}$	$\frac{59}{25.0}$	$\frac{58}{20.3}$	$\frac{79}{21.2}$	$\frac{71}{22.5}$	$\frac{68}{22.4}$	$\frac{61}{21.6}$	$\frac{71}{21.7}$	$\frac{67}{21.5}$
Арктоальпийская	$\frac{56}{20.7}$	$\frac{63}{24.0}$	$\frac{54}{23.8}$	$\frac{60}{25.4}$	$\frac{62}{21.7}$	$\frac{78}{21.0}$	$\frac{63}{20.0}$	$\frac{63}{20.8}$	$\frac{65}{23.0}$	$\frac{65}{19.9}$	$\frac{68}{21.9}$
Гипоарктическая	$\frac{25}{9.3}$	$\frac{23}{8.7}$	$\frac{25}{11.0}$	$\frac{25}{10.6}$	$\frac{30}{10.5}$	$\frac{36}{9.7}$	$\frac{26}{8.2}$	$\frac{29}{9.6}$	$\frac{27}{9.6}$	$\frac{29}{8.9}$	$\frac{31}{10.0}$
Гипоаркто-монтанная	$\frac{48}{17.8}$	$\frac{51}{19.4}$	$\frac{43}{18.9}$	$\frac{37}{15.7}$	$\frac{50}{17.5}$	$\frac{62}{16.7}$	$\frac{56}{17.8}$	$\frac{53}{17.5}$	$\frac{53}{18.8}$	$\frac{58}{17.7}$	$\frac{53}{17.0}$
Арктобореальная	$\frac{45}{16.7}$	$\frac{41}{15.6}$	$\frac{34}{15.0}$	$\frac{32}{13.6}$	$\frac{47}{16.4}$	$\frac{57}{15.3}$	$\frac{50}{15.9}$	$\frac{48}{15.8}$	$\frac{40}{14.2}$	$\frac{51}{15.6}$	$\frac{50}{16.1}$
Бореальная	$\frac{11}{4.1}$	$\frac{13}{4.9}$	$\frac{13}{5.7}$	$\frac{5}{2.1}$	$\frac{16}{5.6}$	$\frac{23}{6.2}$	$\frac{16}{5.1}$	$\frac{15}{5.0}$	$\frac{16}{5.7}$	$\frac{18}{5.5}$	$\frac{16}{5.1}$
Всего во флоре района	$\frac{270}{100.0}$	$\frac{263}{100.0}$	$\frac{227}{100.0}$	$\frac{236}{100.0}$	$\frac{286}{100.0}$	$\frac{372}{100.0}$	$\frac{315}{100.0}$	$\frac{303}{100.0}$	$\frac{282}{100.0}$	$\frac{327}{100.0}$	$\frac{311}{100.0}$
Доля конкретных и суммарных флор во флоре района (в %)	72.6	70.7	61.0	63.4	76.9	100.0	84.1	81.5	75.8	87.9	83.6
Мера сходства Серенсена для географических спектров											
долготных	94.3 %			91.5 %							
широтных	91.5 %			92.2 %							

(скалам, осыпям, снежникам и т. п.). Естественно, что именно в этих двух КФ отмечается и наиболее низкая доля арктических видов, встречающихся главным образом в верхнем поясе гор. Зато в этих КФ отмечаются такие виды, как *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*, *Betula middendorffii* и целый ряд лугово-лесных видов.

Численность наиболее богатых КФ района — «р. Левая Саламиха» и «р. Сох» — в значительной мере определяется наличием разнообразных нивальных и скальных местообитаний и соответственно бо́льшим числом редких видов, сохранившихся в основном на специфических экотопах. К числу таких таксонов прежде всего следует отнести *Roegneria villosa*, *R. scandica*, *R. turuchanensis*, *R. kronokensis*, *Kobresia sibirica*, *Allium strictum*, *Rumex arcticus*, *Ranunculus monophyllus*, *R. punctatus*, *Potentilla anachoretica*, *P. arenosa*, *P. borealis*, *P. petrovskyi*, *P. subvahliana*, *Oxytropis schmorgunovae*, *O. semiglobosa*, *Cnidium cnidiifolium*, *Pachypleurum alpinum*, *Galium verum*, *Saussurea schanginiana*, *Taraxacum albescens*, *T. jurtzevii*, *T. petrovskyi*, *T. zhukovae*. Именно в этих КФ отмечено наибольшее число чукотско-охотских видов.

Нельзя не отметить, что наряду с естественными ординарными отличиями видового состава каждой из КФ их таксономическая структура и соотношение географических элементов характеризуются высокой степенью сходства. В этой связи еще раз уместно подчеркнуть, что основные аналитические характеристики КФ имеют наибольшую сравнительную ценность, когда территории сравниваемых КФ примерно равновелики. При исследовании флоры района ПВ мы имели возможность последовательно изучить три смежные КФ в восточной части района и две смежные КФ в западной его части. Раздельное изучение КФ смежных территорий позволяет получить представление о зависимости состава и структуры флоры от площади, на которой проводится инвентаризация флоры.

В табл. 2 приводятся данные о пяти КФ с территорий площадью около 300 км^2, о четырех флорах «сдвоенных» смежных территорий в 600 км^2 и об одной флоре на территории 900 км^2. Безусловно, что с увеличением обследованной площади возрастает степень выявленности видового состава региональной флоры. Но именно последовательное расширение изучаемой территории на 300 км^2, т. е. на площадь отдельной КФ, дает возможность проследить изменение количественных показателей флор и тем самым точнее определить аналитические характеристики флоры. Например, больший процент арктических и бореальных видов во флоре района ПВ по сравнению с каждой отдельной КФ указывает на пограничное положение данной региональной флоры, где арктические и бореальные виды местами проникают соответственно с севера и юга, и чем больше территория, тем больше возможность такого проникновения. В то же время равная доля сибирско-американских и сибирско-западноамериканских видов во флоре района еще не дает представления о характере распределения этих видов на территории. Но более низкий процент сибирско-западноамериканских видов в большинстве КФ указывает на неравномерное их распределение в районе, тогда как более высокий процент сибирско-американских видов свидетельствует о присутствии большей части этих таксонов в каждой из КФ. Таким образом, при изучении региональных флор посредством исследования одной или нескольких серий смежных КФ имеется возможность получать более информативные материалы, которые могут быть использованы для целей сравнительной флористики в тех случаях, когда сравниваемые данные относятся к территориям, площади которых различаются в 2—6 раз.

ЛИТЕРАТУРА

Заславская Т. М. Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 185—195. — *Заславская Т. М., Петровский В. В.* О флоре Люпвеемского горного массива (Анюйское нагорье). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 2, с. 162—174. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра. — Тр. Полярн. комис. АН СССР. Л., 1932а, вып. 8, с. 1—126; 1932б, вып. 13, с. 5—75; 1935, вып. 25, с. 5—80. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 I 1986.

УДК 581.3 : 633.11 Бот. журн., т. 71, № 10

В. Ф. Огородникова

ГЕНЕЗИС И УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОПОЛЛЕНИНОВОЙ ОБОЛОЧКИ КЛЕТОК ТАПЕТУМА ЗЛАКОВ

V. F. OGORODNIKOVA. THE GENESIS AND ULTRASTRUCTURE OF THE SPOROPOLLENIN WALL OF TAPETAL CELLS IN GRASSES

Проведено электронно-микроскопическое исследование спорополлениновой оболочки тапетальных клеток пыльников *Secale cereale*, *Triticum aestivum*, *Avena sativa*.

На стадии вакуолизации микроспор вокруг каждой клетки тапетума полностью сформирована новая по структуре и химическому составу оболочка. Она состоит из устойчивого к обработке в концентрированной серной кислоте вещества — спорополленина — и сохраняется в пыльниках вплоть до их отмирания. Спорополлениновая оболочка имеет оригинальную структуру. На внутренних тангентальных стенках она представлена примембранным слоем, сетчатым переплетением тяжей и орбикулами. Радиальные стенки имеют аналогичную структуру, исключение составляют орбикулы, располагающиеся только на той части оболочки, которая ближе к гнезду пыльника. На наружных тангентальных стенках располагается гомогенная пленка с мелкими и крупными глобулами спорополленина. У исследованных видов злаков оболочка имеет одинаковую структуру. Обнаружена разница только в величине орбикул и их числе на единицу поверхности оболочки.

Морфологической особенностью клеток тапетума пыльников покрытосеменных и голосеменных растений является наличие ацетолизоустойчивых образований. По своей химической природе последние соответствуют оболочке пыльцевых зерен и спор и состоят из спорополленина.

Впервые спорополлениновые образования были обнаружены J. Pettitt (1966) в тапетальных клетках представителей голосеменных и названы мембранами. Описание поверхностной структуры ацетолизированных тапетальных мембран некоторых представителей злаков мы находим в работе U. Banerjee (1967).

В литературе спорополлениновые образования имеют несколько названий: тапетальная мембрана, тапетальная пленка, орбикулярная стенка, экстра- и перитапетальная мембраны, пелликула.

У исследованных нами культурных злаков спорополлениновые образования окружают каждую клетку тапетума со всех сторон, поэтому мы используем в своей работе термин «спорополлениновая оболочка». Нам представляется, что это название дает наиболее удачную характеристику местоположения данного образования.

В нашей статье описана структура всех компонентов спорополлениновой оболочки тапетальных клеток пыльников *Secale cereale* L., *Triticum aestivum* L., *Avena sativa* L. с момента их образования и до созревания пыльцевых зерен.

Материал и методика исследования

Для исследования брали пыльники *S. cereale*, *T. aestivum*, *A. sativa* следующих стадий развития: тетрады микроспор, микроспоры до и во время вакуолизации, пыльцевые зерна с генеративной и вегетативной клетками, зрелые пыльцевые зерна. Пыльники фиксировали в 3 %-ном глутаральдегиде с дофиксацией в 2 %-ном растворе четырехокиси осмия, обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и ацетоне, заливали в эпон.

Для изучения структуры спорополлениновой оболочки пыльники на стадии от микроспоры и до зрелого пыльцевого зерна подвергали обработке в концентрированной серной кислоте в течение 3 и более суток. Оставшиеся после ацетолиза тапетально-пыльцевые комплексы промывали в нескольких сменах дистиллированной воды, кусочки наносили на сетки для изучения поверхностной структуры оболочки.

Для получения поперечных срезов спорополлениновой оболочки тапетально-пыльцевые комплексы окрашивали 2 %-ным раствором четырехокиси осмия, обезвоживали в спирте и ацетоне и заливали в эпон. Эти срезы не требовали дальнейшего контрастирования.

Результаты исследования

Изменения в первичной клеточной оболочке тапетума начинаются на стадии тетрад микроспор. В период образования тетрад микроспор оболочка тапетальных клеток состоит из плотно упакованных параллельных фибрилл целлюлозы. Наибольшую толщину оболочка имеет на внутренних тангентальных стенках, а также на внутренних и наружных углах клетки. На наружных тангентальных стенках на срединной пластинке, разделяющей средний слой и тапетум, откладывается липидный материал. Обычно в наружных углах двух соседних клеток тапетума этот материал образует утолщения.

На стадии средних тетрад микроспор первичная оболочка тапетальных клеток проявляет признаки дегенерации. На внутренних тангентальных стенках плотно упакованные фибриллы разрыхляются, и между ними появляются вкрапления мелких электронно-плотных гранул. Плазмалемма приобретает извитой контур. Особенностью тапетальных клеток этой стадии развития является способность их образовывать тела сферической формы — проорбикулы. Они формируются только с внутренней тангентальной и частично радиальных сторон каждой клетки. По-видимому, в местах их образования изменяется физическое состояние плазмалеммы, а по мере накопления определенного количества материала проорбикул плазмалемма вновь достраивается. При этом проорбикула оказывается помещенной в углубление плазмалеммы. Средний размер проорбикул *Triticum aestivum* составляет 0.3, *Secale cereale* — 0.2, *Avena sativa* — 0.15 мкм. Тонкие радиальные и наружные тангентальные стенки тапетальных клеток еще более истончаются.

На стадии поздних тетрад микроспор первичная оболочка тапетальных клеток полностью дегенерирует. На внутренних тангентальных стенках остается только срединная пластинка. В пространстве между последней и плазмалеммой появляется тонкофибриллярный материал, в который погружены развивающиеся проорбикулы. Подобный материал обнаруживается на радиальных и наружных тангентальных стенках клеток. На наружных тангентальных стенках продолжает накапливаться липидный материал.

После распада тетрад микроспор на отдельные микроспоры на проорбикулах и между ними откладывается электронно-плотный материал в виде мелких гранул. Обработка пыльников этой стадии развития концентрированной серной кислотой позволила идентифицировать этот материал как спорополленин. На наружных тангентальных стенках тапетальных клеток глыбки липидного материала сливаются, образуя слой разной толщины (табл. I, *1*). Иногда в непосредственной близости от липидного слоя наблюдались сферические капли, по форме и плотности аналогичные липидным каплям цитоплазмы и проорбикулам. Однако самые крупные из них по размеру соответствовали проорбикулам.

На стадии микроспор до вакуолизации гранулы спорополленина на поверхности проорбикул сливаются в глыбки, сначала наблюдаемые на той их части, которая обращена в сторону гнезда пыльника. С этого момента начинается образование орбикул. Отложения спорополленина на поверхности орбикул по своей форме похожи на шипики экзины пыльцевых зерен. Шипики орбикул неодинаковы по форме. Так, шипики, обращенные к пыльцевому зерну, широкие, тупые и называются внутренними, а шипики, направленные в сторону тапетума, более узкие, заостренные и называются наружными. Формирование спорополленинсодержащих структур в клетках тапетума показано на схеме.

Одновременно с образованием орбикул на поверхности плазмалеммы (или близко к ней) образуется гомогенный материал. Он виден как непрерывный слой на внутренних тангентальных и радиальных стенках каждой тапетальной клетки и назван (по его расположению по отношению к плазматической мембране) примембранным. Наружными шипиками орбикулы прикрепляются к примембранному слою (табл. I, *2*). Как и стенка орбикул, он состоит из спорополленина. На липидном слое наружных тангентальных стенок спорополленин откладывается в виде мембраноподобных ламелл и глобул (табл. I, *3*).

На стадии вакуолизации микроспор заметно утолщается стенка орбикул. В ней появляются просветленные канальцы, подобные канальцам экзины пыльцевых зерен (табл. I, *4*). Тапетальные клетки продолжают синтезировать и секретировать спорополленин, откладывающийся на примембранном и липидном слоях. На примембранном он обнаруживается в виде коротких тяжей и глобул, на липидном слое мембраноподобные ламеллы сливаются в непрерывное образование, на поверхности которого располагаются глобулы. При рассматривании с поверхности внутренней тангентальной стенки после обработки пыльника в концентрированной серной кислоте сохраняются все компоненты: примембранный слой, орбикулы и электронно-плотные тяжи (табл. I, *5*).

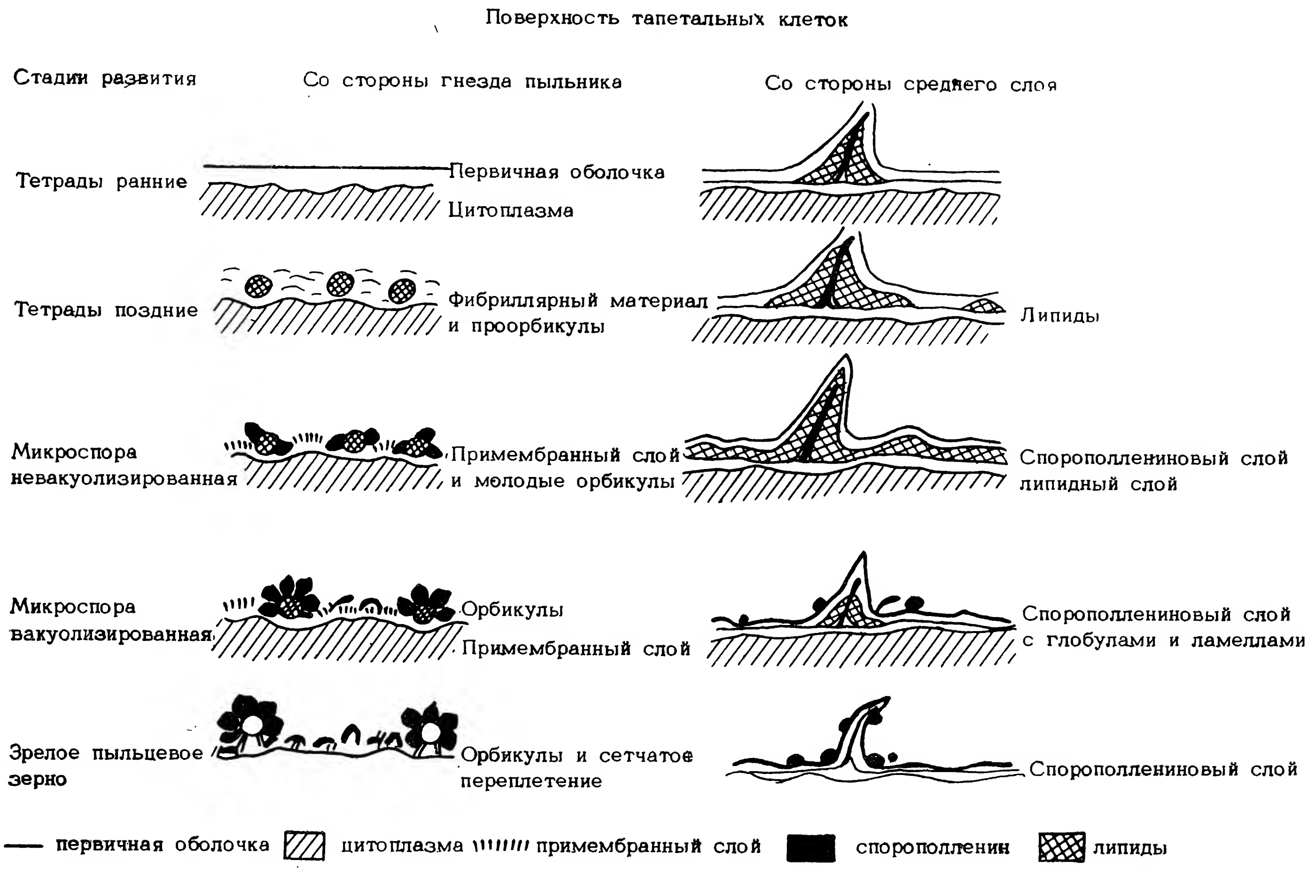
На стадии образования центральной вакуоли в микроспоре примембранный слой сильно растягивается, утончается и в нем появляются отверстия. Это, по-видимому, связано с увеличением объема гнезда пыльника в результате его радиального роста, поэтому с этой стадии развития микроспоры примембранный слой можно называть продырявленным. В литературе он известен под названием «продырявленная мембрана». В период образования вакуолей в микроспорах на поверхности продырявленного слоя продолжает накапливаться спорополленин. Отдельные тяжи спорополленина, сливаясь, образуют сетчатое переплетение на внутренних тангентальных и радиальных стенках каждой клетки тапетума. Подобная структура этих частей оболочки сохраняется и на последующих стадиях развития пыльцевых зерен — на стадии генеративной и вегетативной клеток и зрелых пыльцевых зерен (табл. II, *1*, *2*). Неизменной остается и структура наружных тангентальных стенок тапетальных клеток. При наблюдении ее с поверхности после обработки концентрированной серной кислотой оболочка представляется электронно-прозрачной пленкой с разбросанными по ней мелкими и крупными глобулами и наплывами спорополленина. Часть ее заходит и на радиальные стенки клеток тапетума (табл. II, *3*). Таким образом, в наружных углах двух соседних клеток тапетума оболочка выглядит трехслойной. На поперечных срезах она представлена продырявленным слоем, участками электронно-плотных тяжей сетчатого переплетения и наружной тангентальной стенкой.

На стадии 2-клеточного пыльцевого зерна проорбикулярное тело в орбикулах и липидный слой наружных тангентальных стенок растворяются. На месте проорбикулярного тела в центре орбикул остается полость (табл. II, *1*). К моменту созревания пыльцевых зерен цитоплазма тапетальных клеток дегенерирует. Интактной остается вновь сформированная спорополлениновая оболочка, окружающая каждую клетку тапетума (табл. II, *1*, *2*). Повреждения сетчатого переплетения и наружной тангентальной стенки наблюдались в раскрывшихся пыльниках, что, по-видимому, связано с изменением кривизны поверхности самого пыльника. При наблюдении кусочков стенки тапетально-пыльцевого комплекса с поверхности сквозь сетчатое переплетение видны продырявливания в наружной тангентальной стенке. Они появляются вследствие механических повреждений при промывании тапетально-пыльцевого комплекса в воде и монтировании кусочков его стенки на сетку, а также под воздействием пучка электронов при просматривании в микроскоп.

Обсуждение результатов

Теперь не вызывает сомнения сам факт существования спорополлениновых образований в пыльниках покрытосеменных и голосеменных растений, имеющих как секреторный, так и амебоидный типы тапетума. Из литературы известно, что расположение спорополлениновых образований в пыльниках растений с секреторным и амебоидным типами тапетума различно. В пыльниках растений с амебоидным типом тапетума спорополлениновое образование, которое располагается только на наружных тангентальных стенках клетки, называется экстратапетальной мембраной. Эта мембрана описана у ряда представителей семейств *Asteraceae* (Heslop-Harrison, 1969; Орел и др., 1982; Орел и др., 1984) и *Caprifoliaceae* (Вишнякова, 1983).

В большинстве работ, касающихся секреторного типа тапетума, обращается внимание в основном только на орбикулы. Структура внутренней тангентальной стенки (мембраны) описана у следующих растений: *Daucus carota* L., *D. littoralis* Sibth., *Eryngium palmatum* Panc. et Vis. (Cerceau-Larrival, Roland-Heydacker, 1976), *Pergularia daemia* (Forsk.) McC. Blat. (Vijayaraghavan, Shukla, Формирование спорополленинсодержащих структур в клетках тапетума злаков


Поверхность тапетальных клеток
Стадии развития
Со стороны гнезда пыльника
Со стороны среднего слоя
Тетрады ранние
Первичная оболочка
Цитоплазма
Тетрады поздние
Фибриллярный материал и проорбикулы
Липиды
Микроспора невакуолизированная
Примембранный слой и молодые орбикулы
Спорополлениновый слой липидный слой
Микроспора вакуолизированная
Орбикулы
Примембранный слой
Спорополлениновый слой с глобулами и ламеллами
Зрелое пыльцевое зерно
Орбикулы и сетчатое переплетение
Спорополлениновый слой
— первичная оболочка
▨ цитоплазма
\\\\\\\ примембранный слой
■ спорополленин
▩ липиды

1976), *Vinca rosea* L. (Cousin, 1979), *Lilium hibridum* var. *enchantment* (Резникова, Виллемсе, 1981). На поперечных срезах внутренняя тангентальная стенка у перечисленных растений выглядит фибриллярной и отличается от таковой у исследованных злаков. В зрелых пыльниках злаков она имеет оригинальную и сложную структуру в виде сетчатого переплетения. Подобная структура внутренних стенок была описана Banerjee (1967) у *Zea mays* L., *Phleum pratense* L. и *Spartina patens* (Ait.) Muhl. Оболочка, или, по Banerjee, тапетальная мембрана, была исследована только на зрелых пыльниках, подвергнутых ацетолизу. Отсюда понятно, почему автор называет примембранный слой продырявленным. Несмотря на это, он полагал, что продырявленный слой образуется на ранних этапах онтогенеза микроспор и является производным секреции тапетальных клеток. Сетчатый слой, по мнению автора, образуется позже из цитоплазматических тяжей, а орбикулы возникают периодически в местах пересечения последних. Исходя из наших данных, полученных в результате изучения структуры клеток тапетума в процессе генезиса пыльника, орбикулы образуются раньше сетчатого слоя, одновременно с примембранным (продырявленным слоем) на стадии микроспоры до вакуолизации, а сетчатый слой — во время вакуолизации. Поскольку Banerjee (1967) исследовал тапетальную мембрану только с поверхности, а поперечных срезов не делал, то оболочку, окружающую клетку со всех сторон, он не видел и не мог видеть.

В другой работе по *Sorghum bicolor* L. (Christensen e. a., 1972), несмотря на исследование структуры тапетальных клеток в процессе развития от тетрад микроспор до зрелых пыльцевых зерен, авторы увидели и описали только сетчатое переплетение — орбикулярную стенку, хотя на приведенных электронографиях видны продырявленный слой и наружная тангентальная стенка.

Формирование компонентов спорополлениновой оболочки, за исключением примембранного слоя, в пыльниках *Avena sativa* описано в работе M. Steer (1977). На наружных тангентальных стенках в пыльниках *A. sativa* спорополленин откладывается и полимеризуется на липидном слое, как это было показано у *Pinus banksiana* L. (Dickinson, 1970), а позже — у *Triticum aestivum*, *Secale cereale*, *Avena sativa* (Огородникова, 1980, 1983).

К настоящему времени обнаружено сходство структуры и топографии вновь образованной оболочки тапетальных клеток у 17 родов злаков. Вероятно, можно предположить, что описанная структура спорополлениновой оболочки клеток тапетума является типичной для всего сем. *Poaceae*.

Несмотря на общность структуры, спорополлениновая оболочка тапетальных клеток исследованных видов злаков имеет количественные различия, касающиеся размера и числа орбикул на единицу поверхности. При подсчете числа орбикул на 100 мкм^2 оказалось, что гуще всего они располагаются у *Avena sativa* (172), потом следует *Secale cereale* (92) и меньше их у *Triticum aestivum* (47). Размер орбикул прямо противоположен их числу на единице поверхности. Самые мелкие орбикулы у *Avena sativa*, а самые крупные — у *Triticum aestivum*. Диаметр зрелой орбикулы без шипиков у *A. sativa* равен 0.36, а центральной полости — 0.1 мкм; у *S. cereale* — 0.54, центральной полости — 0.14 мкм; у *T. aestivum* — 0.7, а центральной полости — 0.2 мкм. По-видимому, число орбикул влияет на прочность прикрепления пыльцевых зерен к оболочке клеток тапетума злаков.

Аналогичная структура спорополлениновой оболочки тапетальных клеток была обнаружена нами в пыльниках *Solanum tuberosum* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *L. peruvianum* Mill., *L. hirsutum* Humb. et Bonp., *Hordeum vulgare* L. (Огородникова, 1976; Москалева, Огородникова, 1977).

Сведения об участии органелл тапетальных клеток в формировании спорополлениновой оболочки содержатся в предыдущих публикациях (Огородникова, 1980, 1983).

ЛИТЕРАТУРА

Вишнякова М. А. Морфология спорополлениновой экстратапетальной мембраны в пыльниках растений с амебоидным тапетумом. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1983, т. 74, с. 79—87. — *Москалева Г. И.*, *Огородникова В. Ф.* Ультраструктура экзины и тапетальной пленки пыльников томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill., *L. peruvianum* Mill., *L. hirsutum*

Humb. et Bonp.). — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1977, т. 60, № 2, с. 16—24. — *Огородникова В. Ф.* Ультраструктура тапетальной пленки пыльников некоторых культурных растений. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1976, т. 58, № 1, с. 124—129. — *Огородникова В. Ф.* Структура тапетальной пленки пыльников *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., *Avena sativa* L. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1977, т. 60, № 2, с. 99—103. — *Огородникова В. Ф.* Структурно-функциональные особенности клеток тапетума пыльников *Triticum aestivum* L. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1980, т. 67, № 3, с. 150—157. — *Огородникова В. Ф.* Субмикроскопические изменения тапетума пыльников ржи (*Secale cereale* L.) в онтогенезе. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1983, т. 74, с. 27—36. — *Орел Л. И., Вишнякова М. А., Константинова Л. Н.* Ультраструктура экстратапетальной спорополлениновой мембраны пыльников подсолнечника. — Цитология, 1984, т. 26, № 7, с. 767—771. — *Орел Л. И., Голубева Е. А.* Ацетолизоустойчивая оболочка тапетальных клеток микроспорофиллов *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 49—54. — *Орел Л. И., Огородникова В. Ф., Голубева Е. А., Константинова Л. Н.* Цитологические особенности растений с секреторным и плазмодиальным тапетумом. — Матер. Всес. совещ. Ялта, 1980. Киев: Наук. думка, 1982, с. 369—371. — *Резникова С. А., Виллемсе М. Т. М.* Электронно-микроскопическое и гистохимическое изучение пыльников в связи с метаболизмом запасных веществ. — Физиология растений, 1981, т. 28, № 6, с. 1181—1189. — *Banerjee U. C.* Ultrastructure of tapetal membranes in grasses. — Grana Palynol., 1967, vol. 7, N 2—3, p. 365—377. — *Cerceau-Larrival M. T., Roland-Heydacker F.* Ontogenie et ultrastructure de pollens d'Ombelliferes. Tapis et corps d'Ubisch. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1976, t. 283, N 7, p. 29—32. — *Christensen J. E., Horner H. T., Lersten N. R.* Pollen wall and tapetal orbicular wall development in *Sorghum bicolor* (*Gramineae*). — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 1, p. 43—58. — *Cousin M. T.* Tapetum and pollen grain of *Vinca rosea* (*Apocynaceae*). — Grana, 1979, vol. 18, N 2, p. 115—128. — *Dickinson H. G.* The fine structure of a peritapetal membrane investing the microsporangium of *Pinus banksiana*. — New Phytol., 1970, vol. 69, p. 1065—1068. — *Heslop-Harrison J.* An acetolysis-resistant membrane investing tapetum and sporogenous tissue in the anthers of certain *Compositae*. — Canad. J. Bot., 1969, vol. 47, p. 541—545. — *Pettitt J. M.* A new interpretation of the structure of the megaspore membrane in some gymnospermous ovules. — J. Lin. Soc. London (Bot.), 1966, vol. 59, N 379, p. 253—263. — *Steer M. W.* Differentiation of the tapetum in *Avena*. I. The cell surface. — J. Cell Sci., 1977, vol. 25, N 9, p. 125—138. — *Vijayaraghavan M. R., Shukla A. K.* The nature of covering around the aggregate of microspores in *Pergularia daemia* (Forsk.) McBlat. — An. Bot., 1976, vol. 40, p. 417—421.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 10 VII 1985.

УДК 581.821 : 581.48

Бот. журн., т. 71, № 10

А. А. Беляев

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИИ И УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ОТДЕЛЬНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КРИТИЧЕСКИХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА *CAMPANULACEAE*

A. A. BELYAYEV. THE FEATURES OF ANATOMY AND SURFACE ULTRASTRUCTURE OF THE SEED COAT IN SOME REPRESENTATIVES OF CRITICAL GENERA OF THE *CAMPANULACEAE* FAMILY

Приведены данные по анатомическому строению и ультраструктуре поверхности семенной кожуры для представителей родов *Sergia*, *Sphenoclea*, *Roella*, *Berenice*, *Cephalostigma* (последний для сравнения). Метод сравнительной анатомии семян подтвердил принадлежность *Sphenoclea zeylanica* и *Berenice arguta* к сем. *Campanulaceae*, причем подтверждено систематическое положение *Sphenocleoideae* в ранге подсемейства, а *Berenice* — в ранге рода. Применение данного метода не дало определенного ответа на вопрос о систематическом положении рода *Sergia*. Констатировано большое своеобразие в анатомическом строении семенной кожуры у представителя южно-африканской ветви *Campanulaceae* — *Roella ciliata*.

Роды *Sergia*, *Sphenoclea*, *Roella*, *Berenice* занимают необычное положение в системе сем. *Campanulaceae*.

Олиготипный род *Sergia*, свойственный Западному Тянь-Шаню и Памиро-Алаю, был выделен Ан. А. Федоровым (1957) на основании признаков внешней морфологии репродуктивных органов, и в первую очередь благодаря шаровидной и угловато-ребристой, стянутой кверху коробочке, веретеновидным, почти сидячим пыльникам, форме цветков. Габитус этих растений также заметно отличается от внешнего вида представителей родов *Campanula* и *Phyteuma*, два вида которых (*Campanula sewerzowii* и *Phyteuma regelii*) и составили новый род. В нашем распоряжении были семена вида *Sergia regelii*, впервые описанного Р. Э. Траутфеттером (1879) как *Phyteuma regelii*.

Sphenoclea zeylanica впервые описан J. Gaertner (1788) по экземпляру, выращенному в Лейденском ботаническом саду из семян, полученных с Цейлона. Тропический олиготипный род *Sphenoclea* обращал на себя внимание ученых, исследовавших сем. *Campanulaceae*, в первую очередь общим видом растения, не свойственным ни одному из известных представителей колокольчиковых. Назывались его основные отличительные черты, в том числе прикрепление тычинок к стенкам трубки венчика, а не к его основанию и диску, головчатое рыльце, сидящее на весьма коротком столбике, способ раскрывания коробочки. Однако, несмотря на эти различия, большинство систематиков, выделяющих или не выделяющих род *Sphenoclea* в отдельное семейство, не отрицают родства *Sphenoclea* с сем. *Campanulaceae*, хотя в ряде работ, и в частности у Ан. А. Федорова (1957), констатируется габитуальное сходство этого растения с представителями *Phytolacca*, а у отдельных авторов можно найти предположения о филогенетической связи рода *Sphenoclea* с сем. *Primulaceae*. В связи с этим хотелось бы обратить внимание на работу индийского ученого K. Subramanyam (1950), в которой приведено сравнение основных эмбриологических признаков этих трех таксономических групп. Данные эмбриологии подтверждают родство *Sphenoclea* с сем. *Campanulaceae*, несмотря на ряд специфических черт, основными из которых являются тип развития зародыша (Onagrad, а не Solanad, как у большинства представителей сем. *Campanulaceae*), а также своеобразное развитие эндосперма (модификация Scutellaria-типа, по Schnarf, 1929).

Roella ciliata — типовой вид для южно-африканского рода *Roella*, представители которого произрастают на песках и скалах юга африканского континента. Этот род занимает изолированное положение в системе колокольчиковых (вместе с родами *Prismatocarpus* и *Merciera*), что было отмечено еще A. DeCandolle (1830).

Berenice arguta, экземпляр которого был описан с о. Реюньон в Индийском океане, вначале был отнесен к сем. *Saxifragaceae*, однако в 1963 г. D. Erdtman и C. Metcalfe на основании строения пыльцы предложили отнести этот вид к сем. *Campanulaceae*. Дополнительно исследовав структуру стебля и листьев, эти же авторы предложили включить данный вид в род *Caphalostigma*, представители которого распространены в Юго-Восточной Азии и Южной Америке.

Задачей настоящей работы являлось исследование анатомического строения и ультраструктуры поверхности семенной кожуры у 6 видов сем. *Campanulaceae*, относящихся к вышеперечисленным родам, с целью получения дополнительных данных, полезных в систематическом отношении.

Материал был взят в Гербарии и Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

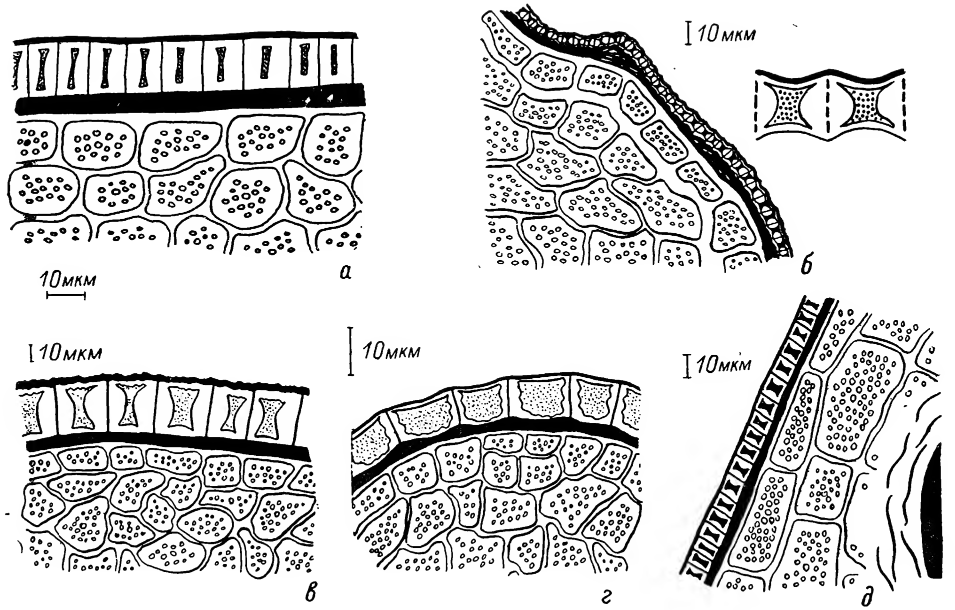
Исследования анатомического строения и скульптуры поверхности семенной кожуры проводили методами, описанными в предыдущих работах по анатомии семян видов сем. *Campanulaceae* (Беляев, 1984а, б).

Ниже приводятся описания строения семенной кожуры исследованных видов.

Sergia regelii (см. рисунок, *а*)

Семенная кожура экзотестальная, состоит из двух слоев, как у большинства представителей сем. *Campanulaceae*. Внутренний слой тесты, состоящий из облитерированных клеток интегументальной паренхимы и эндотелия, имеет постоянную толщину 5 мкм, однороден. Экзотеста толщиной 15 мкм, состоит из клеток, имеющих на поперечном срезе столбчатую форму; на антиклинальных клеточных стенках отмечены мощные равномерные утолщения; периклинальные стенки утолщены незначительно.

Ультраструктура поверхности семян может быть описана как короткобороздчатая (здесь и далее обозначение типа скульптуры поверхности семян дается по работе Беляева, 1984б). Длина клеток экзотесты 70, ширина — 6, двойное утолщение выступающих частей антиклинальных клеточных стенок — 5 мкм (см. таблицу, *1*).



Фрагменты поперечного среза семян (семенная кожура и верхние слои эндосперма).

а — *Sergia regelii*; *б* — *Sphenoclea zeylanica* (*справа* — схематичный фрагмент поперечного среза экзотесты); *в* — *Roella ciliata*; *г* — *Berenice arguta*; *д* — *Cephalostigma bahiense*.

Sphenoclea zeylanica (см. рисунок, *b*)

Семенная кожура состоит из двух слоев. Внутренний слой имеет толщину 5 мкм, по всему периметру поперечного среза хорошо просматриваются сжатые полости клеток интегументальной паренхимы и эндотелия. Экзотеста толщиной 5 мкм характеризуется полукруглыми утолщениями на антиклинальных клеточных стенках; периклинальные стенки сравнительно толстые, западают в полость; на поперечном срезе клетки имеют гантелевидную форму.

Ультраструктура поверхности семян может быть описана как двойная равноячеистая (см. таблицу, *2*). Подобная скульптура поверхности отмечена только у этого вида. Клетки экзотесты мелкие, почти округлые (5×5 мкм), выступающие антиклинальные стенки заметно утолщены (величина двойного утолщения — 3 мкм). Поверхность семени неровная, и ее выступы образуют крупные ячейки также округлой формы, что и создает картину двойной равноячеистости.

Roella ciliata (см. рисунок, *в*)

Семенная кожура состоит из двух слоев. Внутренний слой имеет толщину 10 мкм, однороден. Экзотеста толщиной 40 мкм характеризуется линзовидными утолщениями на антиклинальных клеточных стенках; наружная периклинальная стенка значительно утолщена — в среднем 15 мкм, что выделяет данный вид среди других представителей колокольчиковых; внутренняя периклинальная стенка тоньше. На поперечном срезе клетки имеют форму от квадратной до прямоугольной.

Ультраструктура поверхности семян может быть описана как переходная от равноячеистой к крупноячеистой (см. таблицу, *3*). Размер клеток 110×30 мкм, толщина выступающей части антиклинальной стенки 10 мкм.

Berenice arguta (см. рисунок, *г*)

Семенная кожура состоит из двух слоев. Внутренний слой имеет толщину 3 мкм, однороден. Экзотеста толщиной 8 мкм характеризуется неравномерными пористыми утолщениями на антиклинальных клеточных стенках; сходные утолщения отмечены на внутренних периклинальных стенках; наружная периклинальная стенка тонкая, часто западает в полость клетки. На поперечном срезе клетки имеют прямоугольную, иногда квадратную форму.

Ультраструктура поверхности семян может быть описана как равноячеистая (см. таблицу, *4*). Размер клеток 45×36 мкм, двойное утолщение выступающих частей антиклинальных клеточных стенок 4 мкм.

Cephalostigma bahiense (см. рисунок, *д*)

Семенная кожура состоит из двух слоев. Внутренний слой имеет постоянную толщину 4 мкм, однороден. Экзотеста толщиной 11 мкм состоит из мелких клеток, имеющих линзовидные утолщения на антиклинальных клеточных стенках. Периклинальные стенки утолщены в меньшей степени. На поперечном срезе клетки имеют квадратную форму.

Ультраструктура поверхности семян может быть описана как короткобороздчатая (см. таблицу, *5*). Размер клеток 30×3 мкм, двойное утолщение выступающих частей антиклинальных клеточных стенок 2 мкм.

Cephalostigma schimperi

Семенная кожура состоит из двух слоев. Внутренний слой имеет постоянную толщину 3 мкм, однороден. Экзотеста толщиной 7 мкм имеет равномерные утолщения на антиклинальных клеточных стенках. Периклинальные стенки утолщены в меньшей степени. На поперечном срезе клетки имеют форму квадрата.

Ультраструктура поверхности семян может быть описана как короткобороздчатая. Размер клеток 30×6 мкм, двойное утолщение выступающих частей антиклинальных стенок 5 мкм.

На основании приведенных данных можно отметить ряд особенностей анатомического строения и ультраструктуры поверхности семенной кожуры у исследованных видов.

Sergia regelii как с точки зрения анатомического строения семенной кожуры, так и по ультраструктуре поверхности семян не обнаруживает значительных отличий от видов рода *Phyteuma*, которые могут быть расценены как родовые; у представителей этих родов отмечены мощные равномерные утолщения антиклинальных клеточных стенок экзотесты, в то время как периклинальные стенки утолщены незначительно, ультраструктура поверхности семян определена как короткобороздчатая. Имеющиеся особенности, касающиеся в основном размеров клеток экзотесты, а также толщины семенной кожуры, носят, на наш взгляд, скорее видовой характер, хотя нельзя не отметить, что в группах типа *Jasione* и *Campanula rapunculoides* (см. Беляев, 1984а) вообще наблюдается большая однородность в строении тесты.

Определенное своеобразие в строении покровов семени обнаруживает вид *Sphenoclea zeylanica*, и, несмотря на некоторое сходство в анатомической структуре тесты с видами типа *Adenophora*, данные анатомии и ультраструктуры поверхности семян полностью подтверждают систематическое положение рода *Sphenoclea* в ранге подсемейства в сем. *Campanulaceae*. Что касается вопроса о сходстве черт внешней морфологии *Sphenoclea zeylanica* с видами сем. *Phytolaccaceae*, то необходимо отметить, что по строению семенной кожуры эти два таксона резко различаются: у представителей сем. *Phytolaccaceae* отмечена теста, являющаяся производным двух интегументов (Netolitzky, 1926; Corner, 1976), в то время как у *Sphenoclea zeylanica* семенная кожура двухслойная, происходит из одного интегумента, т. е. значительно отличается по строению от тесты представителей сем. *Phytolaccaceae*. Таким образом, данные сравнительной анатомии семян подтверждают мнение о принадлежности *Sphenoclea zeylanica* к сем. *Campanulaceae*.

Рассматривая анатомическое строение семян *Roella ciliata*, можно констатировать достаточное своеобразие данного вида по этому признаку, что, вероятно, характерно для многих представителей южно-африканской ветви сем. *Campanulaceae*.

Данные анатомии и ультраструктуры поверхности семенных покровов *Berenice arguta* (двухслойная теста с характерно утолщенными клеточными стенками экзотесты) свидетельствуют о его безусловной принадлежности к сем. *Campanulaceae*. Что же касается родовой принадлежности, то структура семенной кожуры говорит скорее в пользу выделения этого вида в отдельный род, чем присоединения его к роду *Cephalostigma*: если у изученных видов *Cephalostigma* строение семенной кожуры типа *Jasione* (мощные линзовидные утолщения на антиклинальных стенках клеток экзотесты, полость этих клеток намного меньше величины утолщения), то у *Berenice arguta* особенности тесты достаточно индивидуальны (утолщения антиклинальных стенок эпидермальных клеток неравномерные, пористые, полости этих клеток широкие, хорошо различимые). Значительные различия отмечены и в ультраструктуре поверхности семян.

Автор благодарит А. Л. Тахтаджяна и Т. В. Шулькину за помощь в получении ценного материала для исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев А. А. Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae*. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 5, с. 585—594. — *Беляев А. А.* Ультраструктура поверхности и некоторые морфологические характеристики семян представителей семейства *Campanulaceae*. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 7, с. 890—898. — *Траутфеттер Р. Э.* Catalogus Campanulacearum Rossicarum. — В кн.: Труды Имп. СПб. бот. сада, 1879, т. 6, вып. 1, с. 41—104. — *Федоров Ан. А.* Колокольчиковые — *Campanulaceae*. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, т. 24, с. 126—450. — *Corner E. J. H.* Seeds of dicotyledons. Cambridge Univ. Press, 1976, vol. 1. 312 p. — *DeCandolle A. L. P. P.* Monographie des Campanulées. Paris, 1830. 384 p. — *Erdtman D.*, *Metcalfe C. R.* Affinities of certain genera incertae sedis suggested by pollen morphology and vegetative anatomy. — Kew Bul., 1963, vol. 17, № 2, p. 249—256. — *Gaertner J.* De fructibus et seminibus plantarum. Stuttgart, 1788. 384 p. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. — Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926, Bd 10. 364 S. — *Schnarf K.* Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 684 p. — *Subramanyam K.* A contribution to our knowledge of systematic position of *Sphenocleaceae*. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1950, vol. 31, sect. B, N 1, p. 60—65.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 X 1985.

УДК 576.311.3

Бот. журн., т. 71, № 10

Т. А. Платонова, Г. В. Акеньшина, О. Л. Озерецковская

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КЛЕТКАХ КЛУБНЯ *SOLANUM TUBEROSUM* (*SOLANACEAE*) ПОД ВЛИЯНИЕМ ИНДУКТОРА ЗАЩИТНЫХ РЕАКЦИЙ, ВЫДЕЛЕННОГО ИЗ ВОЗБУДИТЕЛЯ ФИТОФТОРОЗА

T. A. PLATONOVA, G. V. AKENSHINA, O. L. OZERETSKOVSKAYA

THE ULTRASTRUCTURAL CHANGES IN THE TUBER CELLS OF *SOLANUM TUBEROSUM* (*SOLANACEAE*) UNDER THE INFLUENCE OF THE PROTECTIVE REACTIONS INDUCTOR, ISOLATED FROM PHYTOPHTOROSIS AGENT

Изучали влияние биогенного индуктора защитных реакций картофеля — липогликопротеидного комплекса (ЛГП-комплекса), выделенного из возбудителя фитофтороза, на ультраструктуру клеток паренхимы клубня картофеля. Показано, что уже малые дозы ЛГП-комплекса вызывают в клетках клубней картофеля ряд существенных структурных изменений. Обсуждается возможная связь этих изменений с усилением биосинтезов в запасающих клетках клубня, в результате чего возрастает их способность активно противостоять инфекции.

Несмотря на значительные успехи, достигнутые в последние годы в исследовании биохимических механизмов фитоиммунитета (Keen, 1978, 1980; Cruickshank, 1980; Albersheim e. a., 1981; Метлицкий, Озерецковская, 1981), многие вопросы остаются еще не решенными. В частности, до сих пор не изучена природа сенсибилизации растительной ткани, приводящей к повышению ее реактивности и усилению защитных свойств. Между тем сенсибилизация растений с помощью микробных индукторов с точки зрения ее практической реализации представляется чрезвычайно перспективной особенно потому, что она основана на тех же принципах, по которым защищаются от фитопатогенов растения в природных условиях (Langcake, Pryce, 1977; Метлицкий и др., 1982). В лаборатории иммунитета растений Института биохимии им. А. Н. Баха АН СССР из мицелия возбудителя фитофтороза *Phytophthora infestans* (Mont) D. Ву был выделен биогенный индуктор защитных реакций картофеля — липогликопротеидный комплекс (ЛГП-комплекс) (Чалова и др., 1977). Было показано, что в больших концентрациях (100 мкг/мл) ЛГП-комплекс является высокоактивным индуктором фитоалексинов (ФА) у картофеля, а его малые концентрации (10 мкг/мл) вызывают появление лишь следов ФА, однако приводят к сенсибилизации тканей клубня картофеля, повышая их способность отвечать реакцией сверхчувствительности (СВЧ) и образованием ФА в ответ на последующее инфицирование (Чалова и др., 1977; Озерецковская и др., 1979; Метлицкий и др., 1982; Карапетян и др., 1983). Механизм действия этого индуктора, равно как и других, до сих пор остается неизвестным.

Одним из подходов к его раскрытию является изучение действия индуктора на ультраструктуру растительной клетки, поскольку особенности ультраструктуры клетки или отдельных ее органелл по существу являются визуальным отображением характера внутриклеточного метаболизма. Особенно плодотворным нам представляется одновременное проведение биохимических, фитопатологических и электронно-микроскопических исследований, в которых структурная организация органелл растения-хозяина исследовалась бы на фоне активизации определенных процессов его метаболизма. Такого рода подход к познанию механизма действия индуктора защитных реакций картофеля мы и использовали в настоящей работе.

Материал и методика

В качестве объекта исследования использовали диски (высотой 1, диаметром 1.5 см), изготовленные из области внутренней флоэмы клубней картофеля сорта Любимец (меристемного, оздоровленного картофеля 1-го поколения) с геном фитофтороустойчивости R_1. ЛГП-комплекс получали, экстрагируя мицелий возбудителя фитофтороза 70 %-ным кипящим этиловым спиртом (Чалова и др., 1977). Спирт удаляли, водный остаток диализовали и подвергали гель-хроматографии на сефадексе G-50 (2.2×50 см). ЛГП-комплекс выходил в нулевом объеме колонки.

Полученный препарат ЛГП-комплекса в концентрациях 5—200 мкг/мл испытывали на способность индуцировать образование ФА-ришитина у клубней картофеля (Озерецковская и др., 1975). Параллельно на поверхность опытных дисков наносили по 0.1 мл раствора ЛГП-комплекса в тех же концентрациях, а на поверхность контрольных дисков — дистиллированную воду. Диски помещали в затемненную влажную камеру на срок от 1 до 3 сут при комнатной температуре. На поперечных срезах из опытных и контрольных дисков под световым микроскопом подсчитывали число некротизированных клеток и слоев образующейся раневой перидермы. Диски использовали также для электронно-микроскопического исследования.

При электронно-микроскопическом изучении влияния ЛГП-комплекса на ультраструктуру клеток клубня картофеля, помимо дисков, использовали и естественную модель — целый интактный клубень картофеля, исключая этим стресс, вызываемый механическим поранением при вырезании дисков. Целые клубни картофеля погружали на 10 мин в раствор препарата ЛГП-комплекса в концентрациях 10 и 100 мкг/мл, высушивали на воздухе, а затем хранили в холодной комнате в течение 7 сут. Контрольные клубни обрабатывали водой.

Кусочки ткани, вырезанные из опытных и контрольных дисков и клубней, размером 1.5—2 мм^3 фиксировали в течение 3 ч в 2.5 %-ном глутаровом альдегиде, приготовленном на 0.1 М фосфатном буфере pH 7.0—7.2, дофиксировали 1 %-ным OsO_4, обезвоживали в серии спиртов и ацетоне и заключали в эпоксидную смолу ЭПОН-812. Срезы, изготовленные на ультрамикротоме LKB, окрашивали уранил-ацетатом и цитратом свинца (Reynolds, 1963) и исследовали в электронном микроскопе JEM-7A.

Результаты исследования и их обсуждение

Перед тем как начать исследования влияния препарата ЛГП-комплекса на ультраструктуру клеток клубня картофеля, мы считали целесообразным испытать его воздействие на ряд биохимических и морфологических показателей тканей клубня. К их числу относятся процессы ФА-образования, являющегося неотъемлемой составной частью реакции СВЧ, некротизации, а также формирования раневой перидермы. Такие сведения были необходимы для уточнения сроков отбора проб, а также концентраций препарата ЛГП-комплекса, которые можно использовать для электронно-микроскопических наблюдений и, наконец, для интерпретации полученных результатов. Полученные данные приведены в таблице.

Влияние ЛГП-комплекса на защищенность тканей дисков клубня картофеля от совместимой расы возбудителя фитофтороза, некротизацию клеток и образование ришитина (4 сут после обработки)

Концентрация ЛГП-комплекса, мкг/мл	Защищенность ткани, % от контроля	Некротизация клеток в 0.5 мм поверхностного слоя, %	Ришитин, мкг/мл диффузата	Число рядов перидермы
200	0	15	61	1—3
100	0	12	54	2—5
50	5	7	26	2—5
25	30	4	11	4—6
10	50	2	Следы	5—6
5	45	—	0	5—6
Контроль (вода)	0	—	0	4—5

Определения показали, что высокие дозы индуктора приводят к некротизации отдельных клеток на поверхности дисков клубня картофеля, причем число некротизированных клеток уменьшается по мере снижения концентрации индуктора. Начиная с 10 мкг/мл, ЛГП-комплекс переставал вызывать гибель клеток.

Способность индуктора приводить к некротизации тканей коррелирует с его ФА-индуцирующей активностью (см. таблицу в тексте). Высокие дозы индуктора (100—200 мкг/мл) вызывают активное образование ришитина, тогда как малые дозы (5—10 мкг/мл) либо совсем не приводят к его накоплению, либо ришитин присутствует в виде следов. Однако именно в этих малых концентрациях ЛГП-комплекс оказывает наибольшее защитное действие, о чем свидетельствуют результаты опыта, в котором поверхность дисков клубней картофеля спустя 2 ч после обработки индуктором инфицировали совместимой расой паразита. Малые концентрации ЛГП-комплекса стимулируют также деятельность феллогена, в результате чего идет более интенсивное образование перидермы, в то время как большие дозы индуктора заметно подавляют клеточные деления.

Согласно проведенным определениям, а также имеющимся в нашем распоряжении данным (Чалова и др., 1977; Озерецковская и др., 1979; Метлицкий и др., 1982; Карапетян и др., 1983), для изучения влияния ЛГП-комплекса на ультраструктуру клеток клубней картофеля были избраны две его концентрации: 10 мкг/мл, в которой ЛГП-комплекс не вызывает образования ФА и сенсибилизирует ткани клубня картофеля, и 100 мкг/мл, в которой ЛГП-комплекс активно индуцирует ФА и некроз, но не сенсибилизирует ткани. Первую концентрацию мы назвали сенсибилизирующей, вторую — ФА-индуцирующей.

Прежде чем перейти к изложению данных электронно-микроскопического исследования, хотелось бы подчеркнуть, что клетки паренхимы клубня картофеля весьма разнокачественны по своей тонкой структуре. Их цитоплазма заметно различается по электронной плотности. В одних клетках цитоплазма выглядит электронно-плотной из-за того, что она более насыщена органеллами, особенно свободными рибосомами, при этом цитоплазма обычно занимает больший объем в клетке. В других клетках органеллы содержатся в меньшем количестве, и цитоплазма поэтому кажется более электронно-прозрачной. Как показали наши исследования, клетки с электронно-плотной цитоплазмой быстрее и интенсивнее реагируют на действия различных факторов, в том числе и на обработку ЛГП-комплексом. Клетки с электронно-прозрачной цитоплазмой реагируют заметно медленнее и слабее, хотя характер их реакции в принципе тот же.

Уже на первые сутки после обработки дисков клубня картофеля сенсибилизирующей дозой ЛГП-комплекса в тонкой структуре их клеток происходили существенные изменения. Во многих клетках с внутренней стороны стенок появляются несколько рядов параллельно расположенных темных ламелл, разделенных светлыми промежутками. Число ламелл колебалось от 2 до 6 (табл. I, *а*). Характерный вид и периодичность ламелл (Clarkson e. a., 1971; Barckhausen, Rosenstock, 1973; Schmidt, Schönherr, 1982) указывают на отложение суберина на внутренней поверхности клеточных стенок. Суберинизация, по-видимому, происходит равномерно по всей поверхности клеточных стенок и имеет характер адкрустации (Clarkson e. a., 1971; Haas, Carothers, 1975; Данилова, 1981).

Суберинизация клеточных стенок в дисках, обработанных сенсибилизирующей дозой препарата, носит ускоренный характер: отложение суберина наблюдается уже через сутки, в то время как в контроле (в механически пораненных тканях) признаки суберинизации отмечаются только на 2—3 сут. Через 3—5 сут число слоев суберина в клетках дисков опытного варианта уже достигало 8—10 (табл. I, *б*).

В клетках с суберинизированными стенками цитоплазма более контрастна, чем в соседних несуберинизированных клетках, а все внутриклеточные мембраны, особенно плазмалемма и тонопласт, приобретают бо́льшую электронную плотность (табл. I, *а*, *б*). В таких клетках мембраны эндоплазматического ретикулума (ЭР) становятся гладкими и располагаются параллельно клеточной стенке (табл. I, *а*) и лишь отдельные участки цистерн ЭР остаются еще связанными с рибосомами. Подобные же изменения в морфологии ЭР в процессе суберинизации отмечали и другие авторы, которые полагают, что это объясняется участием ЭР в биосинтезе суберина (Barckhausen, Rosenstock, 1973; Wattendorf, 1974).

Морфология ЭР изменяется также в тех клетках, у которых стенки не подвергаются суберинизации. Однако эти изменения носят иной характер. В таких клетках значительно сильнее, чем в клетках контрольных дисков (табл. I, *в*), происходят фрагментация цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) с частичной утратой ими рибосом, а затем разбухание этих цистерн с образованием в цитоплазме большого количества вакуолей разного размера и формы, несущих на окружающей их мембране отдельные рибосомы (табл. I, *г*). Процесс трансформации ГЭР в агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР) носит прогрессирующий характер, причем разбухшие цистерны занимают все больший и больший объем цитоплазмы (табл. I, *д*, *е*). На 3 сут, что особенно заметно в электронно-плотных клетках, почти весь ЭР становится агранулярным (табл. I, *д*, *е*).

Наблюдаемое нами увеличение объема АЭР, обычно слабо развитого в паренхимных клетках клубня картофеля, позволяет предположить активизацию его функции, связанной с биосинтезом веществ терпеновой природы, вероятнее всего, ФА, о чем свидетельствует возрастание количества ришитина в дисках к этому времени (см. таблицу в тексте). Остающиеся гранулярными участки ЭР, по мнению ряда авторов (Dallner e. a., 1966; Estabrook, 1968; Васильев, 1970; Crisp e. a., 1970), ответственны за синтез ферментов, участвующих в биосинтезе терпенов, а также за синтез мембран ретикулума.

При обработке сенсибилизирующей дозой препарата ЛГП-комплекса не происходит сколько-нибудь значительных изменений формы ядер в отличие от того, что мы наблюдали в клетках контрольных дисков при реакции залечивания (Платонова и др., 1982), — там ядра имели неправильную, часто причудливую форму с глубокими инвагинациями ядерной оболочки. В большинстве клеток увеличивается число митохондрий, что свидетельствует об усилении генерации энергии в ответ на обработку индуктором.

Особый интерес вызывает реакция пластидного аппарата на сенсибилизирующую дозу ЛГП-комплекса. Его изменения носят иной характер, чем при поранении. Если в результате раневого стресса значительная часть амилопластов перестраивается в хлороамилопласты (Платонова и др., 1982), представляющие собой переходный между амилопластами и хлоропластами тип пластид, свойственный, как правило, перидерме клубня картофеля, то в клетках сенсибилизированных тканей накапливаются ранее не встречающиеся чрезвычайно полиморфные лейкопласты, которые часто группируются вокруг ядра (табл. II, *а*). Во многих клетках удается наблюдать процесс деления перетяжкой малодифференцированных пластид (табл. II, *ж*). Часть лейкопластов, по-видимому, образовалась из пропластид. Во многих клетках лейкопласты становятся преобладающим внутриклеточным компонентом.

Такие лейкопласты имеют своеобразное строение и чрезвычайно полиморфны: округлые, эллипсоидальные, сигмовидные, булавовидные, нитевидные или с чашевидными инвагинациями. Все они либо совсем (табл. II, *а*, *в—ж*), либо в значительной степени (табл. II, *б*) лишены крахмала и имеют электронно-плотную строму. Значительная часть лейкопластов содержит в строме округлое включение довольно крупных размеров, окруженное одинарной мембраной (табл. II, *в*). Можно предположить («Атлас ультраструктуры растительных клеток», 1972), что подобные включения имеют белковую природу, хотя специальные исследования по этому поводу не проводились.

У большинства лейкопластов на фоне электронно-плотного матрикса хорошо различим периферический пластидный ретикулум в виде светлых пузырьков и отдельных тяжей (табл. II, *б—ж*). По аналогии с хлоропластами можно предположить, что степень развития пластидного ретикулума определяется интенсивностью обмена между пластидой и цитоплазмой. Пластидный ретикулум в функциональном и морфологическом отношениях, возможно, соответствует трубкам АЭР цитоплазмы и является местом синтеза и накопления каротиноидов и терпеноидов в лейкопластах (Schnepf, Czygan, 1966; Schnepf, 1969; Васильев, 1969, 1970, 1977).

В некоторых клетках содержатся также лейкопласты, внутренняя мембранная система которых представлена трубчатым комплексом (табл. II, *е*), состоящим из трубочек одного диаметра, соединенных друг с другом и образующих единую систему. Вероятно, эта разновидность внутренней мембранной системы обеспечивает лейкопласту дополнительную способность к биосинтезу терпеноидов (Васильев, 1970, 1977).

Таким образом, сенсибилизирующие дозы ЛГП-комплекса вызывают значительную перестройку пластидного аппарата, свидетельствующую об усилении его биосинтетических возможностей. Это касается повышения способности пластид к биосинтезу не только терпеноидов, к числу которых относятся и ФА картофеля, но и фенольных соединений, также образующихся в пластидах (Запрометов, 1970).

Анализируя полученные данные, можно заключить, что клетки сенсибилизированных тканей клубня картофеля приобретают отдельные черты ультраструктуры, характерные как для специализированных клеток растений, секретирующих терпеноиды, так и для неспециализированных клеток, временно перестраивающихся на биосинтез терпеноидов (Schnepf, 1969; Васильев, 1970, 1971; Wollenweber e. a., 1971). Это прежде всего проявляется в увеличении объема АЭР и пластидного аппарата — структур, с которыми в клетках, по всей вероятности, связан биосинтез терпеновых и фенольных соединений.

В клетках сенсибилизированных тканей биосинтез терпеноидов компенсируется синхронно происходящими процессами их превращения, поэтому ФА не накапливаются, однако они быстро образуются и накапливаются в таких клетках после их встречи с патогеном, поскольку их ультраструктура уже подготовлена для массового синтеза защитных соединений — ФА.

После обработки дисков клубня картофеля ФА-индуцирующей концентрацией ЛГП-комплекса (100 мкг/мл) уже через сутки под световым микроскопом видны группы побуревших некротизированных клеток, число которых увеличивается во времени.

Электронно-микроскопическое наблюдение клеток в области некроза позволило выявить по меньшей мере три группы клеток, различающихся в структурно-функциональном отношении (мы назвали их клетками типа А, Б, В). Тип А — некротизированные, полностью разрушенные клетки, представляющие собой беспорядочное скопление фрагментов мембран (табл. III, *а*).

К типу Б относятся клетки, непосредственно примыкающие к некротизированным. В тех из них, где до обработки цитоплазма, вероятно, была электронно-плотной, видны многочисленные разбухшие цистерны АЭР, которые образуют длинные, извитые, соединенные друг с другом тяжи, пронизывающие всю цитоплазму, так называемый мембранный лабиринт (табл. III, *б*). В ряде клеток наблюдается усиленное везикулообразование за счет фрагментации и разбухания АЭР, что придает цитоплазме вид «пенистой» структуры (табл. III, *в*). Этот морфологический признак обычно объясняют усилением деятельности АЭР (Васильев, 1970, 1977), в данном случае, вероятно, связанным с биосинтезом сесквитерпеноидных ФА. Чрезмерная активизация деятельности АЭР неизбежно вызывает в клетках необратимые патологические изменения, приводящие их к гибели (Авцын, Шахламов, 1979). По-видимому, клетки типа Б в скором времени должны превратиться в некротизированные, о чем свидетельствует возрастание числа побуревших клеток в течение недели после обработки индуктором. Ядра в клетках этого типа приобретают причудливую форму, образуя длинные амебоидные выросты, глубоко вдающиеся в цитоплазму (табл. III, *г*).

Клетки типа В — живые, находящиеся вблизи некротизированных, но непосредственно к ним не прилегающие. Они имеют те же особенности ультраструктуры, что и клетки тканей, обработанных сенсибилизирующей дозой препарата. В отдельных клетках этого типа, а также в некоторых клетках типа Б в электронном микроскопе хорошо различим более темный (электронно-плотный) внутренний слой клеточных стенок (табл. III, *д*, *е*). В клетках контрольных дисков этому слою соответствует так называемый везикулярный слой клеточной стенки (табл. III, *ж*), по которому благодаря наличию в нем крупных межфибриллярных пространств, по мнению O. Lyshede (1978), осуществляется активный обмен воды и веществ между клетками клубня.

Согласно данным японских исследователей (Nakajima e. a., 1975), биосинтез ФА-ришитина происходит в 5—10 слоях живых клеток, прилегающих к месту некроза, откуда затем ФА перемещается в некротизированные клетки, где и накапливается до фунгитоксических концентраций. Электронно-плотные слои в клеточных стенках мы наблюдали как раз в тех клетках, которые предположительно синтезируют ФА и откуда он далее перемещается в зону некроза. Принимая во внимание тот факт, что отдельные секретируемые терпеноиды могут передвигаться по клеточным стенкам и выявляться под электронным микроскопом (Васильев, 1977), мы с большой долей осторожности предположили, что наблюдаемое потемнение внутреннего слоя клеточных стенок является результатом апопластного перемещения ФА от мест синтеза к участкам некроза.

Итак, ткани, ультраструктура которых подлежала исследованию, расположены в зоне усиленного ФА-образования. Об этом свидетельствуют ранее проведенные биохимические определения. Полученные данные позволили предположить, что некротизированные клетки типа А являются клетками — вместилищами ФА. Синтез ФА, по-видимому, протекает в живых клетках типа В (и, возможно, Б), откуда по внутреннему слою клеточных стенок они транспортируются в клетки типа А, где и накапливаются до токсических концентраций.

Изучение модели, исключающей поранение, а именно интактных клубней картофеля, обработанных препаратом ЛГП-комплекса в тех же двух концентрациях — 10 и 100 мкг/мл, показало, что сенсибилизация целых интактных клубней в общем сопровождается теми же внутриклеточными изменениями, что и сенсибилизация вырезанных из клубней дисков, только менее ярко выраженными. Это означает, что вышеописанные изменения в ультраструктуре клеток дисков не связаны с реакцией клеток на раневой стресс, а вызваны их сенсибилизацией. В тканях клубней, обработанных высокой дозой препарата (100 мкг/мл), наряду с клетками с ненарушенной структурой встречаются чрезвычайно электронно-плотные клетки, буквально забитые разного размера лейкопластами. Такая перенасыщенность клеток лейкопластами, по-видимому, нарушает упорядоченность внутриклеточного строения и не дает возможности таким клеткам нормально функционировать. Возможно, что это является одной из причин снижения устойчивости тканей клубней в результате их обработки высокими дозами препарата ЛГП-комплекса.

Обобщая полученные данные, мы приходим к следующим выводам. Сенсибилизация клеток клубней картофеля под действием индуктора защитных реакций — ЛГП-комплекса — на ультраструктурном и биохимическом уровнях представляется как приведение клеток в активное состояние, в результате чего они приобретают способность быстро и интенсивно противостоять инфекции. Сенсибилизация связана с функциональной перестройкой клеток клубня, ранее несущих функцию запасания пластических веществ, в сторону повышения их биосинтетических возможностей. Особенно существенно, что прежде всего усиливается синтез специализированных защитных веществ: терпеноидных ФА и, возможно, фенольных соединений, а также суберина, участвующего в создании механических барьеров на пути инфекции.

ЛИТЕРАТУРА

Авцын А. П., Шахламов В. А. Ультраструктурные основы патологии клетки. М.: Медицина, 1979. 316 с. — *Атлас* ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1972. 180 с. — *Васильев А. Е.* Особенности эндоплазматического ретикулума в выделительных клетках борщевика. — Цитология, 1969, т. 11, № 3, с. 298—307. — *Васильев А. Е.* О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке. — Раст. ресурсы, 1970, т. 6, вып. 1, с. 29—45. — *Васильев А. Е.* Новые данные по ультраструктуре клеток нектарников цветка. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 9, с. 1292—1306. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Данилова М. Ф.* Специализация тканей в корне как органе поглощения ионов. — Физиол. раст., 1981, т. 28, № 1, с. 169—183. — *Запрометов М. Н.* Образование и функции фенольных соединений в высших растениях. — Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 2, с. 201—221. — *Карапетян Т. Э., Чалова Л. И., Озерецковская О. Л., Метлицкий Л. В.* Сенсибилизирующее действие липогликопротеидного комплекса из возбудителя фитофтороза на ткани клубня картофеля. — Микол. фитопат., 1983, т. 17, вып. 6, с. 482—492. — *Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л.* Фитоалексины. М.: Наука, 1973. 176 с. — *Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л.* Индуцирование у растений устойчивости к инфекционным болезням. — Усп. совр. биол. 1981, т. 92, вып. 6, с. 406—421. — *Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л., Чалова Л. И. и др.* Результаты научных исследований — в практику сельского хозяйства. М.: Наука, 1982, с. 86—103. — *Озерецковская О. Л., Савельева О. Н., Давыдова М. А.* Определение фитоалексинов ришитина и любимина. — В кн.: Методы совр. биохимии. М.: Наука, 1975, с. 74—77. — *Озерецковская О. Л., Чаленко Г. И., Юрганова Л. А. и др.* Определение фитоалексинов при изучении их защитной роли в реакции сверхчувствительности. — ДАН СССР, 1979, т. 246, № 1, с. 252—256. — *Платонова Т. А., Акеньшина Г. В., Озерецковская О. Л.* Ультраструктура клеток паренхимы клубня картофеля в норме и в процессе залечивания. — Прикл. биохим. микробиол., 1982, т. 18, с. 120—124. — *Чалова Л. И., Барамидзе В. Г., Юрганова Л. А. и др.* Изолирование и характеристика индуктора защитных реакций картофеля из цитоплазматического содержимого возбудителя фитофтороза. — ДАН СССР, 1977, т. 235, № 5, с. 1215—1218. — *Albersheim P., Darvill A. Y., McNell M. e. a.* Structure and function of complex carbohydrates active in regulating plant-microbe interactions. — Pure Appl. Chem., 1981, vol. 53, N 1, p. 79—88. — *Barckhausen R., Rosenstock Y.* Feinstructurelle Beobachtungen zur traumatogenen Suberinisierung beim Knollenparenchym von *Solanum tuberosum* L. — Z. Pflanzenphysiol., 1973, Bd 69, Hf 2, S. 193—197. — *Clarkson D. T., Robards A. U., Sanderson J.* The tertiary endodermis in barley roots; fine structure in relation to radial transport of ions and water. — Planta, 1971, vol. 96, N 3, p. 292—305. — *Crisp T. M., Dessouky D. A., Denys F. R.* The fine structure of the human corpus luteum of early pregnancy and during the progestational phase of menstrual cycle. — Amer. J. Anat., 1970, vol. 127, N 1, p. 37—70. — *Cruickshank I. A. M.* Defenses triggered by the invader; chemical defenses. — Plant Disease, 1980, vol. 5, N 2, p. 247—261. — *Dallner G., Siekevitz P., Palade G.* Biogenesis of endoplasmis reticulum membranes. — J. Cell. Biol., 1966, vol. 30, N 1, p. 97—136. — *Estabrook R. U.* Heratic microsomes and drug oxidation. — Science, 1968, vol. 160, N 3834, p. 1368—1377. — *Haas D. L., Carothers L. B.* Some ultrastructural observations on endodermal cell development in *Zea mays* roots. — Amer. J. Bot., 1975, vol. 62, p. 336—348. — *Keen N. T.* Surface glycoproteins of *Phytophthora megasperma* var. *sojae* function as rase specific glyceollin elicitors in soybeans. — Phytopathology, 1978, vol. 12, p. 221—226. — *Keen N. T.*, *Legran M.* Surface glycoproteins; evidence that they may function as race specific phytoalexin elisitors of *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea.* — Physiol. Plant Pathol., 1980, vol. 17, p. 115—192. — *Langcake P.*, *Pryce R. J.* A new class of phytoalexin from grapevines. — Experientia, 1977, vol. 33, N 1, p. 151—152. — *Lyshede O.* Observations on the ultrastructure of storage cells in the potato tuber. — Beitr. Biol. Pflanzen, 1978, Bd 54, Hf 3, S. 467—475. — *Nakajima Y.*, *Tomiyama K.*, *Kinukawa M.* Distribution of rishitin and lubimin in potato-tuber tissue infected by an incompatible race of *Phytophthora infestans* and site where rishitin in synthesized. — An. Phytopathol. Soc. Japan, 1975, vol. 41, p. 49—55. — *Reynalds E. S.* The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron-microscopy. J. Cell. Biol., 1963, vol. 17, N 1, p. 208—210. — *Schnepf E.* Über den Feinbau und Carotinoide von Öldrüsen. 3. Die Ölgänge von *Solidago canadensis* und die Exkretschläuche von *Arctium lappa.* — Protoplasma, 1969, Bd 67, Hf 2—3, S. 205—212. — *Schnepf E.*, *Czygan F.* Feinbau und Carotinoide von Chromoplasten im Spadix-Appendix von *Typhonium* und *Arum.* — Z. Pflanzenphysiol., 1966, Bd 54, Hf 4, S. 345—355. — *Schmidt H. U.*, *Schönherr J.* Fine structure of isolated and non-isolated potato tuber periderm. — Planta, 1982, vol. 154, N 1, p. 76—80. — *Wattendorf Y.* Ultrahistochemical reactions of the suberized cell walls in *Acorus*, *Acacia* and *Larix.* — Z. Pflanzenphysiol., 1974, Bd 73, Hf 3, S. 214—225. — *Wollenweber E.*, *Egger K.*, *Schnepf E.* Flavonoid-Aglykone in Alnus-Knospen und die Feinstruktur der Drüsenzellen. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1971, Bd 162A, N 2, S. 193—202.

Институт биохимии АН СССР,
Москва.

Получено 17 VII 1985.

УДК 581.5:582.738

Бот. журн., т. 71, № 10

К. Ю. Абачев

АДАПТАЦИЯ ПРОРОСТКОВ И ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ У АСТРАГАЛОВ К УСЛОВИЯМ ПЕСЧАНЫХ ПУСТЫНЬ

K. YU. ABACHEV. THE ADAPTATION OF SEEDLINGS AND JUVENILE PLANTS OF THE *ASTRAGALUS* (FABACEAE) TO THE SANDY DESERT CONDITIONS

Изучена чувствительность семян, находящихся на разных этапах прорастания, к одно- и многократному подсушиванию. Обнаружена связь выживаемости проростков с темпами роста главного корня и гипокотиля в условиях переменного уровня субстрата. На основе наблюдений, проведенных в полевых условиях, и эксперимента в культуре делается вывод, что морфофизиологическая пластичность ранних этапов онтогенеза астрагалов выступает как результат адаптации к засухе и высокой температуре и имеет важное эволюционное значение из-за повышения выживаемости индивидуума.

В обширном роде *Astragalus* обнаружен целый спектр жизненных форм, сложившихся в крайне неблагоприятных условиях среды, особенно в полупустынях и пустынях. Детальное изучение таких жизненных форм, а также особенностей морфогенеза, семенной продуктивности, биологии прорастания семян и других показателей экологически специализированных видов уже дало богатую информацию о механизмах адаптации в экстремальных режимах среды (Ищенко, 1973; Пленник, 1976; Попцов, 1976, и др.). Однако остались еще неиспользованными многие возможности анализа путей адаптации, которые связаны с морфофизиологическими признаками растений на ранних этапах онтогенеза. Как было показано нами ранее, у некоторых видов рода *Astragalus* весьма тонкие черты адаптации проявляются в полиморфизме семян и проростков, в темпах роста главного корня и гипокотиля и в других признаках ювенильных растений (Абачев, 1975, 1977; Абачев и др., 1980). Наряду с выяснением путей и механизмов адаптации к экстремальным условиям изучение изменчивости на ранних этапах онтогенеза позволяет понять и возможные пути ускорения восстановления численности популяций у ряда представителей рода *Astragalus*, относящихся к редким и исчезающим видам. В настоящем сообщении подводятся некоторые итоги сравнительного изучения ранних этапов онтогенеза у трех видов астрагала — астрагала Лемана *Astragalus lehmannianus* Bunge, астрагала каракугинского *A. karakugensis* Bunge и астрагала длинноцветкового *A. longiflorus* Pall., произрастающих на изолированном бархане Сарыкум в Дагестане.

Бархан Сарыкум высотой 245 м над ур. м. и площадью около 20 км^2 — пустыня эолового происхождения со своеобразным комплексом физико-географических условий (Майоров, 1928). Здесь редки и незначительны атмосферные осадки, высокая нагреваемость (до 85 °С на поверхности) и быстрая иссушаемость поверхностного слоя песка, часты ветры и изменяемость микрорельефа. В пустыне наряду с другими видами произрастают 5 видов астрагала — *A. lehmannianus*, *A. karakugensis*, *A. longiflorus*, *A. brachylobus* DC. (астрагал короткобобовый) и *A. virgatus* Pall. (астрагал ветвистый). Первые два вида являются редкими для флоры Дагестана, и Сарыкум для них — западная граница ареала (Гроссгейм, 1952).

На бархане Сарыкум, за исключением его окраин, под влиянием частых ветров постоянно меняется уровень поверхности субстрата. Как было показано нами (Абачев, 1975; Абачев и др., 1980; Прилипко, Абачев, 1981), в этих условиях при понижающемся от выдувания песка уровне поверхности субстрата выживают в основном лишь те проростки, у которых корневая система быстро углубляется, а при повышающемся, напротив, чаще выдерживают борьбу проростки, характеризующиеся быстрыми темпами роста гипокотиля, выносящего семядольные листья на поверхность субстрата. С увеличением высоты бархана над уровнем моря усиливается подвижность песка, что сопровождается частыми понижениями или повышениями уровня поверхности субстрата. Соответственно частота встречаемости проростков на краю бархана, где подвижность песка меньше, в 2—3 раза превышает частоту встречаемости их в условиях среднего его пояса. Наибольшей устойчивостью к сыпучим пескам отличаются (на бархане) *A. lehmannianus* и *A. karakugensis*.

Выживание всходов в какой-то мере зависит и от анатомического строения гипокотиля. В начале развития гипокотиль более чем на 90 % состоит из крупноклетной паренхимы, представляющей собой резервуар для воды. Подобная паренхима вообще характерна для проростков древесных псаммофитов (Ротов, 1960). Наиболее заметно развита водоносная паренхима у проростков *A. lehmannianus* и *A. karakugensis*. В выживании проростков астрагалов велика роль семядольных листьев не только как органов фотосинтеза, но и как органов транспирации. Семядольные листья разных видов рода *Astragalus* различаются между собой морфологически и анатомически (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Некоторые анатомические показатели (средние) семядольных листьев проростков астрагалов-псаммофитов (возраст 12 дней)

Вид	Семядоли			Число				
				устьиц на 1 мм^2			рядов клеток	
	длина, мм	ширина, мм	толщина, мм	верхняя поверхность	нижняя поверхность	сумма	палисадной ткани	губчатой ткани
Astragalus lehmannianus	16	5	0.9	78	52	130	3—4	6—7
A. karakugensis	9	2	0.6	122	63	185	4—5	8—9
A. longiflorus	18	6	0.8	70	81	151	3—4	6—7

Как видно из табл. 1, для проростков астрагалов-псаммофитов характерны малое число устьиц как на нижней, так и на верхней поверхностях семядольных листьев. Отмечена и крупноклетность эпидермы. Следует напомнить, что вообще эпидерма ксерофитов крупноклетна даже при наличии специальной водозапасающей ткани (Василевская, 1954). Характерной чертой астрагалов-псаммофитов является также наличие многорядной палисадной ткани, которая располагается у верхней поверхности семядолей, и многорядной паренхимы из плотно сомкнутых клеток у нижней (рис. 1). Следовательно, мезофилл семядолей у исследованных нами видов рода *Astragalus* имеет изопалисадное строение (3—5 рядов удлиненных клеток с верхней стороны и 6—9 рядов укороченных почти округлых клеток с нижней). Это

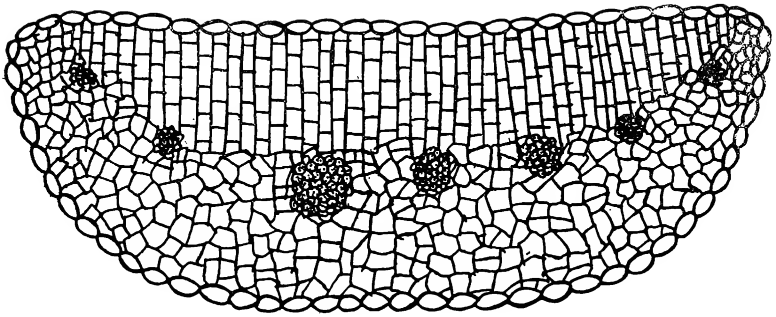


Рис. 1. Анатомическое строение семядоли *Astragalus karakugensis*.

характерный тип строения ксерофитов, которые являются более специализированными растениями с их рано и быстро формирующейся в онтогенезе структурой; строение их семядолей не меняется даже при изменении условий последующего культивирования.

Анализ строения отдельных структур семян и проростков (семядолей, гипокотиля, первичного листа и др.) показывает некоторое преобладание ксероморфных признаков у *A. karakugensis*. У *A. longiflorus* и *A. lehmannianus* наблюдается сочетание специализированных структур с признаками, не свойственными их современной экологии. Мезоксерофит *A. longiflorus* имеет слабо оформленный пятерной лист и мезофилл семядолей ксероморфного строения, а ксерофит *A. lehmannianus* — тройчатый первичный лист в сочетании с мезофиллом изопалисадного типа.

Как показали наши наблюдения, у изученных нами видов рода *Astragalus* твердые семена (твердокаменность) составляют 85—95 % и прорастание семян включает 4 этапа: 1) набухание кожуры, 2) набухание зародыша, 3) наклевывание и 4) собственно прорастание. Подобная этапность в прорастании семян имеет определенный биологический смысл в стрессовых условиях песчаного бархана Сарыкум. Там семена подвергаются многократному набуханию и подсушиванию. Одно- и многократное подсушивание (в эксперименте) имеет неодинаковое значение для семян, находящихся на разных этапах прорастания. После 3—4-кратного подсушивания набухших и наклюнувшихся семян последние сохраняют высокую всхожесть (98—100 %). Даже многократное их подсушивание не отражается ни на всхожести, ни на дальнейшем росте и развитии всходов. Чувствительными к подсушиванию становятся лишь проросшие семена, особенно после дифференциации зародышевого корешка на гипокотиль и главный корень. У подобных проростков после повторного подсушивания наступают некроз главного корня с верхушки и эпикотильный покой. Некроз сопровождается образованием придаточных корней на оставшемся живом отрезке главного корня или на гипокотиле. Подсушивание почти не оказывает влияния на гипокотиль и семядольные листья. Быстро растущие проростки (акселеранты) оказались более чувствительными к подсушиванию, чем отстающие в росте (ретарданты).

В отличие от набухания кожуры и зародыша темпы наклевывания и особенно прорастания определяются температурой. Так, длительное пребывание семян представителей рода *Astragalus* в набухшем состоянии при температуре ниже 8—10° не благоприятствует появлению проростков. Этот процесс у семян изученных нами видов протекает при более высокой температуре (10—14°).

Прорастание семян надземное, и оно может быть также разделено на несколько типов (Абачев, 1975, 1977). Выживаемость всходов определяется типом прорастания, фенотипом семян и темпами роста главного корня и гипокотиля (Абачев, 1975; Абачев и др., 1980; Прилипко, Абачев,1981). Обнаружена связь также между сроками появления проростков и их выживаемостью (Абачев, 1977). Так, при оптимальных условиях даже скарифицированные семена у исследованных видов астрагала прорастают неодновременно. Всходы первого и последнего сроков появления характеризуются низкими темпами роста — низкой выживаемостью (5—10 %). Всходы же второго и особенно третьего сроков обладают высокими темпами роста — их выживаемость составляет почти 100 %. С первых же дней жизни у всходов всех трех изученных нами видов рода *Astragalus* обнаруживаются различия в темпах роста главного корня и гипокотиля, и по данному признаку они могут быть разделены на три группы (табл. 2). Для одних характерно быстрое вытягивание гипокотиля, для других — главного корня, а у третьих наблюдается вторичный покой указанных органов. Отличаются всходы также и по направлению роста главного корня. У одних всходов главный корень растет прямо, у других — многократно скручивается в виде петли. Есть и промежуточные между ними формы. Выживаемость у первых достигает более 90, у вторых — менее 1, а у промежуточных — 25—30 %.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика всходов по темпам роста главного корня и гипокотиля (данные на 5-й день роста)

Вид	Длина главного корня, мм			Длина гипокотиля, мм		
	I	II	III	I	II	III
Astragalus lehmannianus	23.6±1.2	15.7±1.3	2.4±1.1	9.9±0.8	14.9±1.6	4.9±1.3
A. karakugensis	18.1±1.1	13.4±1.5	1.9±0.5	8.5±0.8	11.7±1.4	3.2±1.7
A. longiflorus	27.2±1.3	18.1±1.1	2.7±1.1	12±1.2	14.8±1.3	4.9±1.5

Примечание. I — всходы с быстрым ростом главного корня; II — всходы, у которых главный корень и гипокотиль имеют одинаковые темпы роста; III — всходы с замедленным ростом указанных органов (вторичный покой).

Известно, что для выживания растений в аридной зоне лимитирующим фактором является влажность субстрата. В этой связи значение имеет и способность растений ограничивать потерю воды и переносить ее дефицит. Для выяснения этого вопроса проростки выращивали в отдельных ящиках с речным песком, где контролировали влажность субстрата ежедневными поливами (контроль) или поливами раз в неделю (опыт). Из показателей водного режима исследовали интенсивность транспирации (весовым методом), состояние устьиц (по методу Молотковского), водоудерживающую способность листьев (по методу Ничипоровича), содержание воды в листьях по фракциям (по методу Сулейманова).

Наблюдения показали, что у проростков, культивируемых при низкой влажности субстрата, семядольные и настоящие листья имеют меньшую интенсивность транспирации по сравнению с контролем. Эта разница особенно четко выражена у *A. longiflorus* (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Интенсивность транспирации (мг/дм^2·ч) проростков представителей рода *Astragalus* в зависимости от влажности субстрата (данные за июль)

Вид	Вариант	Листья	
		семядольные	настоящие
Astragalus lehmannianus	Контроль	82.8±0.1	71.7±0.2
	Опыт	45.7±0.2	60.2±0.2
A. karakugensis	Контроль	74.5±0.1	53.2±0.2
	Опыт	42.7±0.1	25.9±0.1
A. longiflorus	Контроль	85.4±0.1	94.3±0.2
	Опыт	49.5±0.2	32.2±0.2

Дневной ход интенсивности транспирации у проростков видов астрагала подчиняется закономерностям, установленным и для других ксерофитов (Максимов, 1958). Кривая дневных изменений хода транспирации выражается в наличии двух пиков—в полуденные (между 11 — 12) и вечерние (между 17—19) часы. На интенсивности транспирации сказывается и возраст листа. С возрастом листья более экономно «тратят» воду, т. е. по мере старения ассимилирующего аппарата (и к тому же при недостатке воды в субстрате) интенсивность транспирации падает. Так, например, при соблюдении всех прочих условий среднедневная интенсивность транспирации семядольных листьев 10 июня составляла в контроле 119.1∓1.7, в опыте — 52.6∓2.3, а 10 июля — соответственно 83.5∓1.1 и 35.8∓1.6 мг/дм^2·ч. Подобное соотношение обнаружено и у настоящих листьев, интенсивность транспирации которых 21 июня в контроле составляла 76.4±1.6, в опыте — 39.9±2.1, а 26 июля — соответственно 66.8±±0.9 и 32.7±1.2 мг/дм^2·ч. Интенсивность транспирации падает в ряду *A. longiflorus* → *A. lehmannianus* → *A. karakugensis*.

На величину интенсивности транспирации влияет также открытость устьиц. Обнаружена связь между влажностью субстрата и степенью открытости устьиц. Например, у *A. karakugensis* при влажности песка 55, 49 и 42 % открытость устьиц составляла соответственно 62.3, 50.7 и 39.4.

ТАБЛИЦА 4

Изменение открытости устьиц в течение светового периода суток (%)

Вид	Процент открытых устьиц								
	15 июня			30 июля			15 июля		
	часы								
	9	13	17	9	13	17	9	13	17
Astragalus lehmannianus	$\frac{79}{67}$	$\frac{28}{21}$	$\frac{63}{48}$	$\frac{58}{49}$	$\frac{27}{18}$	$\frac{46}{41}$	$\frac{49}{40}$	$\frac{29}{17}$	$\frac{38}{32}$
A. karakugensis	$\frac{97}{60}$	$\frac{31}{19}$	$\frac{52}{36}$	$\frac{73}{54}$	$\frac{28}{13}$	$\frac{39}{32}$	$\frac{64}{47}$	$\frac{25}{11}$	$\frac{33}{28}$
A. longiflorus	$\frac{86}{65}$	$\frac{40}{24}$	$\frac{66}{40}$	$\frac{72}{57}$	$\frac{37}{21}$	$\frac{53}{48}$	$\frac{67}{56}$	$\frac{31}{18}$	$\frac{54}{41}$

Примечание. Здесь и в табл. 5 и 6: в числителе — контроль, в знаменателе — опыт.

Как видно из табл. 4, открытость устьиц у представителей рода *Astragalus* как в контроле, так и в опыте в течение дня колеблется в пределах от 11 до 97 %. В утренние часы основная масса устьиц бывает открыта, а к полудню они большей частью (60 % и более) закрываются. Но, несмотря на это, в эти часы расход воды происходит, по-видимому, уже не за счет устьичной, а за счет кутикулярной транспирации. Отметим, что при водном дефиците (опыт) процент закрытых устьиц к 13 ч возрастает сильнее, чем в условиях нормальной влажности (табл. 4). Это и позволяет уменьшить расход воды при ее дефиците в субстрате. Устьица у исследованных нами видов рода *Astragalus* в течение дня даже в условиях засухи никогда полностью не закрываются. Обнаружена тенденция увеличения процента закрытых устьиц с возрастом листа (табл. 4). С различиями в водообеспеченности и транспирации отчасти связаны ростовые процессы (табл. 5).

Одним из критериев адаптированности растений к засушливым условиям является водоудерживающая способность их листьев. Замечено, что недостаток влаги в субстрате способствует повышению водоудерживающей способности листьев у всех трех изученных нами видов рода *Astragalus* (рис. 2). Семядольные листья *A. lehmannianus* и настоящие листья *A. karakugensis* характеризуются наибольшей водоудерживающей способностью. В условиях засухи (опыт) содержание воды в листьях ниже, чем в контроле. Однако ее содержание

ТАБЛИЦА 5

Рост всходов представителей рода *Astragalus* при различной влажности субстрата (данные на 30-й день)

Признак, мм	*A. lehmannianus*		*A. karakugensis*		*A. longiflorus*	
	$M \pm m$	v	$M \pm m$	v	$M \pm m$	v
Длина главного корня	$\frac{79.3\pm4.2}{32.9\pm5.1}$	$\frac{20.2}{28.1}$	$\frac{48.1\pm4.1}{20.4\pm5.7}$	$\frac{16.3}{27.9}$	$\frac{92.2+2.1}{39.9\pm3.2}$	$\frac{15.9}{21.1}$
гипокотиля	$\frac{26.9+2.1}{14.8\pm2.2}$	$\frac{17.7}{24.3}$	$\frac{23.8+2.1}{16.1+3.9}$	$\frac{15.8}{19.7}$	$\frac{28.6+1.8}{17.2\pm2.2}$	$\frac{15.4}{18.1}$
семядольных листьев	$\frac{14.3+0.5}{9.7\pm1.1}$	$\frac{6.8}{9.4}$	$\frac{9.1+1.0}{7.4\pm1.2}$	$\frac{21.5}{25.8}$	$\frac{19.1+1.2}{9.6+1.6}$	$\frac{16.1}{20.2}$
Ширина семядольных листьев	$\frac{7.1\pm0.6}{4.3\pm1.6}$	$\frac{13.9}{12.6}$	$\frac{4.9\pm1.9}{3.5\pm2.1}$	$\frac{6.6}{8.7}$	$\frac{8.1\pm0.4}{5.6\pm0.7}$	$\frac{8.3}{9.8}$
Длина эпикотиля	$\frac{8.9+2.4}{5.8+2.7}$	$\frac{21.4}{28.1}$	$\frac{14.5+1.1}{11.2+1.5}$	$\frac{10.7}{15.3}$	$\frac{7.4+2.2}{4.1+2.4}$	$\frac{12.4}{13.9}$
листовой пластинки первого настоящего листа	$\frac{9.9\pm1.3}{3.5\pm1.9}$	$\frac{30.4}{36.7}$	$\frac{16.5+1.8}{10.3\pm1.9}$	$\frac{13.2}{14.9}$	$\frac{20.1\pm0.8}{12.3\pm1.4}$	$\frac{20.7}{26.4}$

Примечание. *M* — среднее значение, *m* — ошибка среднего, *v* — коэффициент вариации.

ТАБЛИЦА 6

Содержание воды в листьях проростков в зависимости от влажности субстрата (в процентах к сухой биомассе)

Вид	Семядольные листья			Настоящие листья		
	10 июня	20 июня	1 июля	1 июля	10 июля	20 июля
A. lehmannianus	$\frac{688}{276}$	$\frac{587}{334}$	$\frac{550}{351}$	$\frac{915}{330}$	$\frac{876}{861}$	$\frac{812}{902}$
A. karakugensis	$\frac{429}{221}$	$\frac{398}{227}$	$\frac{261}{230}$	$\frac{503}{290}$	$\frac{477}{672}$	$\frac{429}{911}$
A. longiflorus	$\frac{920}{238}$	$\frac{902}{262}$	$\frac{575}{284}$	$\frac{941}{530}$	$\frac{820}{539}$	$\frac{763}{598}$

как в семядолях, так и в настоящих листьях в опыте по мере их роста увеличивается, а в контроле, наоборот, падает (табл. 6).

Важно установить и соотношение форм внутриклеточной воды в растениях. Мы обнаружили прямую корреляцию между количественным содержанием связанной воды и способностью проростков представителей рода *Astragalus* переносить условия засухи: соотношение между фракциями воды в листьях изменяется с возрастом в сторону увеличения доли связанной формы, что способствует меньшей потере воды. По мере увеличения возраста листа у проростков представителей рода *Astragalus* количество свободной и содержание общей воды уменьшаются. Однако в таких листьях доля связанной воды и в контроле, и в опыте выше, чем свободной.

Итак, для представителей рода *Astragalus* из Сарыкума характерна высокая морфофизиологическая пластичность, что является результатом адаптации к засухе (аккомодация роста, развитие водоносной паренхимной ткани, изменение транспирации с помощью устьичных движений и увеличение водоудерживающей способности тканей листа и т. д.). Все это сопровождается экономией в расходе воды, что очень важно в напряженных условиях песчаной пустыни

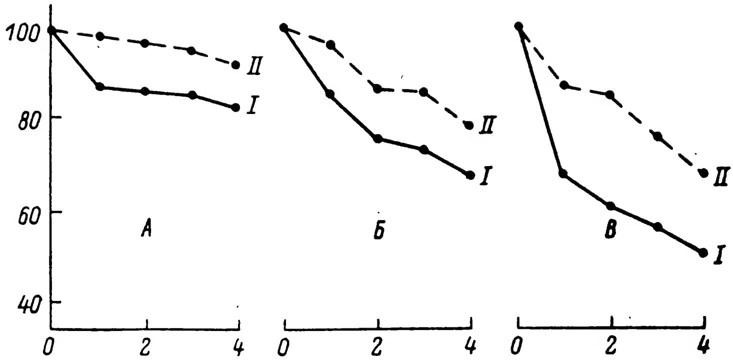


Рис. 2. Водоудерживающая способность листьев ювенильных растений *Astragalus karakugensis* (*А*), *A. lehmannianus* (*Б*) и *A. longiflorus* (*В*).

I — контроль (влага). *II* — опыт (засуха). *По оси абсцисс* — время, ч; *по оси ординат* — содержание воды, %.

Сарыкум (с ее резкими перепадами температур и исключительно малым количеством осадков в летние месяцы) для поддержания водного баланса. Фенотипическая пластичность этапов онтогенеза имеет важное эволюционное значение из-за повышения выживаемости индивидуума, что увеличивает шансы популяции на создание «генотипической реакции на новые и неблагоприятные условия среды» (Грант, 1980 : 152). Проведенный нами анализ может служить одним из примеров морфофизиологического анализа явления приспособленности растений.

Автор благодарит А. Г. Юсуфова и М. М. Магомедмирзаева за проявленный интерес к работе и высказанные критические замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Абачев К. Ю. Всхожесть семян и выживаемость проростков у астрагала длинноцветкового. — В кн.: Земельные и растительные ресурсы Дагестана и пути их рационального использования. Махачкала, 1975, ч. 1, с. 202—211. — *Абачев К. Ю.* Внутрипопуляционный полиморфизм семян астрагала Лемана. — В кн.: Фенетика и генетика природных популяций растений. Махачкала: Изд-во Даг. фил. АН СССР, 1977, с. 60—64. — *Абачев К. Ю., Прилипко Л. И., Юсуфова Р. И.* Жизненный цикл астрагала Лемана на западной границе ареала. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1980, вып. 115, с. 75—84. — *Алексеев Б. Д.* О группах полезных растений Дагестана. — В кн.: Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана. Махачкала: Изд-во Даг. фил. АН СССР, 1981, с. 9—14. — *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 184 с. — *Грант В.* Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 453 с. — *Ищенко Л. Е.* Жизненные формы астрагалов Туркмении. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1973, вып. 83, с. 61—69. — *Майоров А. А.* Эоловая пустыня у подножья Дагестана. Махачкала: Даггиз, 1928. 116 с. — *Максимов Н. А.* Краткий курс физиологии растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 559 с. — *Пленник Р. Я.* Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1976. 216 с. — *Попцов В. В.* Биология твердосемянности. М.: Наука, 1976. 156 с. — *Прилипко Л. И., Абачев К. Ю.* Большой жизненный цикл *Astragalus karakugensis* Bunge. —Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1981, вып. 119, с. 79—86. — *Ротов Р. А.* К экологии проростков древесных псаммофитов. — Изв. АН ТССР, 1960, сер. биол. наук, т. 3, с. 46—54.

Дагестанский государственный университет,
Махачкала.

Получено 16 V 1985.

УДК 581.9 (571.645)

В. К. Грабков, Л. М. Алексеева, А. Л. Капустьян

ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ХРЕБТЕ ДОКУЧАЕВА (ГОРЫ МОРОЗОВА, ГЕРАСИМОВА И ФРЕГАТ) ОСТРОВА КУНАШИР

V. K. GRABKOV, L. M. ALEKSEYEVA, A. L. KAPUSTYAN.
THE ALTITUDINAL VEGETATION DISTRIBUTION ON THE DOKUTCHAEV RANGE (THE MOROZOV, THE HERASIMOV AND THE FREGATE MOUNTAINS) OF THE KUNASHIR ISLAND

Приведены результаты геоботанического профилирования гор Курильских островов. Закономерная смена растительных формаций вниз по склону в соответствии с повышением почвенно-грунтового увлажнения позволяет сделать вывод о пропорциональной зависимости изменения границ подпоясов растительности от высот гор одного хребта. Материалы геоботанического профилирования будут использованы как для составления ландшафтных карт Курильских островов, сравнения высотной поясности Дальнего Востока, так и для изучения Курильского заповедника.

Курильские острова наиболее хорошо изучены во флористическом отношении (Васильев, 1946; Воробьев, 1963; Воробьев и др., 1974; Шмидт, 1974; Алексеева, 1976, 1983; Егорова, 1977). Геоботанические же работы крайне редки. П. Д. Ярошенко (1960) и В. П. Селедец (1969) выполнили несколько геоботанических маршрутов вдоль береговой зоны и на высоких морских террасах средней части островов Кунашир и Итуруп.

На основе самых общих закономерностей вертикального и широтного распределений составлены схемы распространения растительности островов (Корсунская, 1958; Воробьев, 1963), в том числе о. Кунашир. В. Н. Васильев (1946) выделил 4 пояса растительности на южных Курильских островах: 1) темнохвойных лесов с примесью и даже рощами широколиственных пород (до 800—1050 м над ур. м.); 2) каменной и вязолистной березы (с шириной пояса до 70 м); 3) кедрового стланика и ольхи (с шириной до 100 м); 4) эукриофитных тундр и лугов.

В. В. Нефедов и Ю. П. Пармузин (1967) выделяют в пределах Южно-Курильского округа (Кунашир, бо́льшая часть Итурупа и Малая Курильская гряда) следующие пояса: 1) хвойно-широколиственные леса (до 450 м над ур. м.); 2) темнохвойные леса (до 500—600 м над ур. м.); 3) кустарники (до 1000 и 1400 м над ур. м. соответственно на севере и юге).

Наши полевые наблюдения подтверждают правомерность выделения трех, а на самых высоких вулканах Кунашира — Тятя и Руруй — четырех подпоясов. Однако различия в оценке верхних и нижних границ, слабое обоснование выделения подпоясов свидетельствуют о недостатке фактического материала и отсутствии детальных исследований высотного распределения растительности гор. Попытка восполнить этот пробел и дать опорные геоботанические профили для последующего геоботанического районирования и является целью данной работы.

Описание объектов и методики

Выбор гор Морозова, Герасимова и Фрегат с высотами соответственно 910, 850 и 501 м над ур. м. определяется тем, что это одни из самых высоких вершин Кунашира в пределах в основном эрозионно-денудационного хр. Докучаева, соответствующего по мировой шкале гор (Сваричевская, 1975) высокому холмогорью (до 1000 м над ур. м.). В число исследуемых не вошли самые высокие горы Кунашира — вулканы Тятя (1819 м над ур. м.) и Руруй (1485 м над ур. м.), потому что геоботаническое профилирование проводили в ограниченные сроки и параллельно с геоморфологическими исследованиями северо-западного склона хр. Докучаева, а также береговой зоны на расстоянии 50 км между Южно-Курильским перешейком и мысом Белый утес. По той же причине не выполнены геоботанические профили на юго-восточном тихоокеанском склоне хр. Докучаева.

Методика сбора полевых материалов включала следующие работы: по маршруту от подножия до вершины горы отмечали границы смены растительности и основные изменения ее видового состава, выявляли различия фитоценозов тальвега и сухого склона; вверх от морского побережья до вершины горы по водоразделу между ручьями проводили описания геоботанических площадок по общеизвестной методике («Методика . . .», 1972) с анализом почв и сбором гербария. Высоты границ растительных сообществ определяли методом барометрического нивелирования. Гидроморфные фации тальвега ручья и его притоков не учитывали при составлении геоботанического профиля, так как они в связи с относительно бо́льшим постоянством экологических условий (увлажнения, микроклимата и почв) с высотой рельефа изменяются незначительно по сравнению с сухими склонами.

С целью выяснения влияния экспозиции склона на изменение высоты пояса растительности профили на горах Фрегат, Герасимова и Морозова выполнены по соответствующим направлениям: северному, южному и западному.

Высотное распределение растительности западного склона хр. Докучаева в районе горы Морозова

Гора Морозова (910 м над ур. м.) — находится в северной части хр. Докучаева и является пятой по высоте вершиной о. Кунашир. Здесь же в северной, наиболее широкой части Кунашира расположены остальные четыре крупные вершины острова: Тятя, Руруй, Северцева и Глинки с соответствующими высотами 1819, 1485, 1081 и 1189 м над ур. м. Это — четыре вулкана четвертичного возраста.

В отличие от них происхождение горы Морозова обусловлено не четвертичным вулканизмом, а поднятием складчатого фундамента четвертичных вулканов до 850 м и залегающим на нем сильно разрушенным 66-метровым по высоте фрагментом позднеплиоценового вулкана. Фундамент сложен миоценовыми гранитоидами. Такое строение района предопределило морфологию северо-западных и западных отрогов хр. Докучаева: эрозионно-денудационный рельеф на гранитоидах представляет собой узкие междуречья с равномерно понижающимися к Охотскому морю водоразделом и крутыми склонами долин. Средний наклон междуречий составляет около 10°, и лишь в прибрежной и привершинных частях отрогов он резко возрастает до 30°. Это и объясняется наличием среднеголоценового клифа в первом случае и первичным наклоном лав вулкана во втором. В целом однообразие геолого-геоморфологического строения описываемого отрога в районе горы Морозова и р. Золотой позволяет утверждать, что выявленные изменения в растительности по склону связаны с изменениями грунтового увлажнения и микроклимата с высотой.

По нашим наблюдениям, почвенный покров в общем однообразен: по всему профилю отмечаются дерново-перегнойные и реже — бурые лесные почвы. Отмечаемые ранее признаки оподзоливания и тем более подзолистых почв (Ивлев, Руднева, 1967) не обнаружены.

Изменения в составе растительности здесь достаточно четкие. На западном склоне горы Морозова мы выделяем вверх по склону следующие формации: пихтовая, хвойно-березовая, каменноберезово-ольховое криволесье и кедровостланиковая. Высотное распределение этих формаций соответственно следующее: 5—500, 500—640, 640—730 и 730—910 м.

Самое нижнее лугово-разнотравное сообщество расположено в пределах поймы реки. Древостой редкий и состоит из *Acer pictum* Thunb. Разнотравье представлено следующими видами: *Viola verecunda* A. Gray,[1] *V. selkirkii* Pursh ex Goldie, *Phalaroides arundinaceae* (L.) Rauschert, *Rubia jesoensis* (Miq.) Miyabe et Miyake, *Geranium sibiricum* L., *G. erianthum* DC., *Cacalia robusta* Tolm., *Impatiens noli-tangere* L., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Solidago kurilensis* Juz., *Anaphalis margaritacea* (L.) A. Gray, *Senecio cannabifolius* Less., единично *Adenophora pereskiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don fil. (редкий вид), *A. triphylla* (Thunb.) A. DC., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Ptarmica speciosa* DC.; из кустарников рассеянно растут *Menziesia pentandra* Maxim., *Hydrangea paniculata* Siebold, *Ribes latifolium* Jancz., *Sambucus sieboldiana* (Miq.) Schwer., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Vaccinium smallii* A. Gray; из лиан — *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc.

---

[1] Названия видов приведены по «Определителю высших растений Сахалина и Курильских островов» (Воробьев и др., 1974) с учетом книги С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981).

Уступ высокой террасы занят высокотравными элементами из следующих видов (в скобках число экземпляров на площадке 1 м^2): *Calamagrostis langsdorffii* (20), *Urtica platyphylla* Wedd. (8), *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim. (5), *Artemisia montana* (Nakai) Pamp. (5), *Polygonum sachalinense* Fr. Schmidt (5), *Petasites amplus* Kitam. (3), *Angelica ursina* (Rupr.) Maxim. (1). В этой же местности отмечены *Rubus sachalinensis* Lévl. (4) и *Rhus orientalis* (Greene) Schneid. (1). Здесь же, но ближе к тальвегу ручья наблюдались такие виды, как *Padus ssiori* (Fr. Schmidt) Schneid., *Weigela middendorffiana* (Carr.) C. Koch, *Hydrangea paniculata* с зарослями *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata.

Выше высокотравья расположено пихтово-деренное сообщество (Abies sachalinensis — Chamaepericlymenum canadense). Состав 8П1Е1Бк, сомкнутость 0.8—0.9. Его граница в районах террас выходит на бровки (70—100 м), а на нетеррасированных участках склона местами опускается до пляжа или низких (5—7 м) голоценовых террас. На середине террасы наблюдается осветление леса (сомкнутость 0.6—0.7), где появляются редкие экземпляры *Betula ermanii* Cham. и *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carr. Травяно-кустарничковый ярус состоит из *Poa radula* Franch. et Savat., *Calamagrostis langsdorffii* и *Chamaepericlymenum canadense* (L.) Aschers. et Graebn.

В тыловой части террасы, на высоте около 150 м, проходит узкой полосой пихтово-зеленомошная ассоциация (Abies sachalinensis). Состав 10П, сомкнутость 0.9. Вверх по склону, на высотах от 150 до 200 м, увеличивается крутизна поверхности и появляется иное сообщество — березово-пихтово-разнотравное (Betula ermanii+Abies sachalinensis — Calamagrostis langsdorffii+Aruncus kamtschaticus — Carex sachalinensis), состав 7П3Бк, сомкнутость 0.6—0.7. В кустарниковом ярусе распространены следующие виды: *Sorbaria stellipila* (Maxim.) Schneid., *Sambucus sieboldiana*, *Hydrangea paniculata*. Лианы представлены *Actinidia arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq., *Rhus orientalis*. Травяной покров состоит из следующих видов: *Chloranthus japonicus* Siebold, *Arunhus kamtschaticus* (Maxim.) Rydb., *Cacalia kamtschatica* (Maxim.) Kudo, *Saussurea riederi* Herd., *Dryopteris phegopteris* (L.) C. Chr., *Calamagrostis langsdorffii*, *Polygonum sachalinense*, *Cardiocrinum glehnii* (Fr. Schmidt) Makino, *Carex pseudololiacea* Fr. Schmidt, *C. sachalinensis* Fr. Schmidt, *Cynanchum maximoviczii* Pobed. Здесь же рассеянно куртинами растет *Sasa kurilensis*.

Выше березово-пихтово-разнотравной ассоциации, на высотах от 200 до 250 м, на самой высокой речной террасе выделено ольхово-пихтово-разнотравное сообщество с примесью в древесном ярусе *Acer pictum*, *Betula ermanii* и редко *Populus sieboldii* Miq. (Abies sachalinensis — Alnus hirsuta+Acer pictum+Betula ermanii — Filipendula camtschatica+Artemisia montana). Состав 5П5О+ +К+Бк, сомкнутость 0.5—0.6. Подлесок составлен в основном *Abies sachalinensis*, редко — представителями родов *Acer* и *Betula*. В кустарниковом ярусе — один вид *Hydrangea paniculata*. Травяной покров достаточно разнообразный и состоит из *Petasites amplus*, *Solidago kurilensis*, *Heracleum lanatum* Michx., *Artemisia montana*, *Filipendula camtschatica*, *Poa pratensis* L., *Trifolium pratense* L., *Cacalia kamtschatica*, *Cardiocrinum glehnii*, *Polygonum sachalinense*. У нижней границы этого сообщества (около 200 м) наиболее характерны *Salix caprea* L., *Celastrus strigillosa* Nakai, *Aster glehnii* Fr. Schmidt, *Sedum verticillatum* L., *Cacalia kamtschatica*, *Thalictrum minus* L., реже распространены такие виды, как *Artemisia montana*, *Urtica platyphylla*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Sasa kurilensis*, *Osmunda asiatica* (Fern.) Ohwi, *Dryopteris amurensis* Christ. На высотах от 250 до 300 м наблюдается резкое появление представителей рода *Sasa*. В верхней части полосы этого сообщества как примесь встречаются *Picea jezoensis* и *Sorbus commixta* Hedl. Много лиан, таких как *Rhus orientalis* и *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. Кустарниковый ярус представлен *Salix caprea*, *Vaccinium ovalifolium* Smith, *Ilex rugosa*, *Euonymus planipes* (Koehne) Koehne. Травяно-кустарничковый ярус по видовому составу беден и состоит из *Maianthemum kamtschaticum*, *Lycopodium serratum* Thunb., *Chamaepericlymenum canadense* и *Ch. suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.

Расположенное выше пихтово-низкотравное сообщество (Abies sachalinensis — Lycopodium obscurum+Chamaepericlymenum canadense) находится на высоте около 400 м. Состав 10П, сомкнутость до 0.8. Кустарниковый ярус представлен редкими экземплярами *Pinus pumila* (Pall.) Regel. и *Ilex rugosa.* В этом же сообществе, но в более осветленном лесу появляются *Acer ukurunduense* и представители рода *Salix.* Травяно-кустарничковый ярус образуют *Chamaepericlymenum canadense*, *Vaccinium praestans* Lamb. совместно с *Lycopodium obscurum* и *Oxalis acetosella* L. Характерны лианы: *Actinidia kolomikta*, *Rhus orientalis*, *Hydrangea petiolaris.*

На высотах от 500 до 640 м наблюдается березово-елово-пихтовое низкотравное сообщество (Picea jezoensis+Abies sachalinensis — Betula ermanii — Hydrangea paniculata — Chamaepericlymenum canadense+Carex mollicula). Состав 4П3Е3Бк, сомкнутость 0.6. В древесном ярусе встречаются единичные экземпляры *Sorbus commixta.* Кустарниковый ярус состоит в основном из *Hydrangea paniculata.* Лианы представлены теми же видами, что и в вышеописанной ассоциации. Травяно-кустарничковый ярус состоит из *Carex mollicula* Boott и *C. pseudololiacea*, *Oxalis acetosella*, *Chamaepericlymenum canadense* и *Ch. suecicum*, рассеянно единичными экземплярами растут *Heracleum lanatum*, *Artemisia montana*, *Calamagrostis langsdorffii.*

Елово-пихтово-вейниково-бамбуковое сообщество (Picea jezoensis+Abies sachalinensis+Betula ermanii — Sasa kurilensis — Calamagrostis langsdorffii) имеет четкую верхнюю границу на водоразделе отрога хр. Докучаева и склонах южной экспозиции на высоте около 640 м. Состав 6Бк2П2Е, сомкнутость 0.5—0.6. В верховье притока р. Золотой на склоне северной экспозиции *Betula ermanii* поднимается почти до пересыхающего истока, т. е. на 100—150 м выше, чем по водоразделу и склону южной экспозиции. Это сообщество характеризуется высокими березами и пихтами (до 20 м), с обильным подлеском и высоким (в понижениях) *Sasa* sp., который распространен широко и высота его на буграх и микропонижениях составляет соответственно от 0.5 до 1.2 м. Кустарниковый ярус образован видами *Vaccinium ovalifolium*, *Euonymus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Maxim., *Weigela middendorffiana.* Из лиан присутствуют *Hydrangea petiolaris*, *Rhus orientalis*, *Actinidia kolomikta* и *Atragene ochotensis* Pall.

Видовой состав травянистых растений в основном тот же, что и в предыдущем сообществе, но здесь встречаются единичные экземпляры *Angelica ursina.*

На высотах от 640 до 730 м расположена формация из каменноберезово-ольхового криволесья (Betula ermanii+Alnus maximowiczii — Vaccinium ovalifolium+Rhododendron aureum — Vaccinium praestans+Chamaepericlymenum canadense). Состав 6О4Бк, сомкнутость 0.3—0.4. Единично встречаются *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. и *P. jezoensis*, чаще *Sorbus commixta*, *Cerasus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom., *Acer ukurunduense.* Кустарниковый ярус более разнообразен и представлен следующими видами: *Pinus pumila*, *Vaccinium ovalifolium*, *V. smallii*, *Rhododendron aureum* Georgi, *Lonicera glehnii* Fr. Schmidt и *L. chamissoi* Bunge ex P. Kir., *Euonymus planipes*, *Ilex crenata* Thunb., *Weigela middendorffiana*, из лиан — *Hydrangea petiolaris.* Травяно-кустарничковый ярус беден и состоит из *Cacalia kamtschatica*, *Solidago kurilensis*, *Lycopodium serratum*, *Dryopteris phegopteris*, *Chamaepericlymenum canadense* и *Vaccinium praestans.*

Выше, в диапазоне высот 730—910 м, наблюдается кедровостланиковая формация (Pinus pumila — Vaccinium ovalifolium+Sorbus sambucifolia — Chamaepericlymenum canadense+Maianthemum kamtschaticum). Состав 10Ск, сомкнутость 0.7. Рассеянно растет *Alnus maximowiczii* Call. Кустарниковый ярус характеризуется следующими видами: *Pinus pumila*, *Sorbus sambucifolia*, *Ledum hypoleucum* Kom., *Vaccinium ovalifolium.* Травяно-кустарничковый ярус состоит из *Solidago kurilensis*, *Empetrum asiaticum* Nakai, *Chamaepericlymenum canadense*, *Maianthemum kamtschaticum.* На больших валунах и свободных от кедрового стланика открытых небольших полянках встречаются *Rhododendron camtschaticum* Pall., *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai, *Gaultheria miqueliana* Takeda, *Arcterica nana* (Maxim.) Makino, *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don.

Особенностью привершинного участка кедровостланиковой формации является существование лужайки размером 12×12 м, на которой отмечены *Sedum ishidae* Miyabe et Kudo — очень редкий вид (здесь пока его единственное местонахождение), а также *Spiraea beauverdiana* Schneid., *Salix caprea*, *Rhododendron aureum*, *Rh. camtschaticum*, *Chamaepericlymenum canadense*, *Ch. suecicum*, *Sanguisorba tenuifolia* Fisch. ex Link, *Ligustrum tschonoskii* Decne, *Hemerocallis esculenta* Koidz., *Galium kamtschaticum* Stell. ex Schult. et Schult. fil., *G. verum* L., *Lilium medeoloides* A. Gray, *Thalictrum minus*, *Parnassia palustris* L., *Hypericum yezoense* Maxim., *Saussurea riederi*, *Solidago kurilensis*, *Anemonastrum villosissimum* (DC.) Holub, *Adenophora triphylla* (Thunb.) A. DC., *Maianthemum kamtschaticum*, *Ligularia hodgsonii* Hook., *Dryopteris phegopteris*, *Polygonum weyrichii* Fr. Schmidt, *Swertia tetrapetala* Pall., *Lycopodium complanatum*.

Высотное распределение растительности на горе Герасимова

Гора Герасимова (850 м) представляет собой эрозионно-денудационный останец, приводораздельная платообразная поверхность которого — фрагмент позднеплиоценового вулкана. Поверхность имеет первичный наклон на юго-восток. Фрагмент вулкана сложен переслаивающимися лавами и пирокластикой андезито-базальтового состава. Мощность толщи составляет около 350 м. Андезито-базальты образуют уступы и наиболее крутые верхние части склонов горы.

Наиболее крутая верхняя часть южного склона поросла труднопроходимыми сплошными зарослями высокого кедрового стланика. Бо́льшая пологая часть склона представляет собой эрозионно-денудационную поверхность горы, сложенную вулканогенно-осадочными породами (туфами, туфоалевролитами) и поросшую березово-пихтовым лесом, который мы дифференцировали на несколько сообществ.

Самое нижнее пихтово-злаково-дереновое сообщество расположено на высотах до 70—80 м (Abies sachalinensis — Poa eminens — Chamaepericlymenum canadense). Состав 10П, сомкнутость 0.7. Отличается от вышерасположенного сообщества тем, что очень сильно обеднено по видовому составу. Доминирующими видами в травяно-кустарничковом ярусе являются *Poa eminens* C. Presl и *Chamaepericlymenum canadense*.

На высотах от 80 до 110 м выделяется березово-пихтово-разнотравное сообщество (Abies sachalinensis — Betula ermanii — Hydrangea paniculata+Spiraea beauverdiana — Senecio cannibifolius — Cimicifuga simplex — Dryopteris amurensis), которое характеризуется появлением в древостое *Betula ermanii*. Состав 6П4Бк, сомкнутость 0.4—0.5. Кустарниковый ярус представлен видами *Hydrangea paniculata*, *Vaccinium smallii*, *V. uliginosum* L. и *Spiraea beauverdiana*. Лианы представлены *Actinidia kolomikta*, *Hydrangea petiolaris* и *Rhus orientalis*. Травяной покров очень разнообразный и состоит из *Hemerocallis esculenta*, *Vicia unijuga* A. Br., *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Anaphalis margaritacea*, *Trifolium pratense*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Aralia cordata* Thunb., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Stellaria radians* L., *Polygonum nepalense* Meissn., *Galium trifidum* Michx., *Impatiens noli-tangere*, *Dryopteris linneana* C. Chr., *D. amurensis* Christ, *Senecio cannabifolius*, *Cimicifuga simplex* Wormsk., *Astilbe thunbergii* Miq., *Eupatorium glehnii* Fr. Schmidt, *Agrimonia japonica* (Miq.) Koidz., *Ptarmica speciosa*, *Oxalis acetosella*, *Scutellaria yezoënsis* Kudo, *Stachys baicalensis* Fisch. ex Benth., *Athyrium yokoscense* (Franch. et Savat.) Christ.

Нижняя граница пихтово-папоротникового сообщества (Abies sachalinensis — Menziesia pentandra — Dryopteris austriaca + D. amurensis — Circaea alpina) проходит на высоте около 110 м. В этом фитоценозе береза уступает место пихте и несколько изменяется видовой состав травянистых растений, среди которых преобладают щитовники: *Dryopteris amurensis*, *D. austriaca*, *D. crassirhizoma* Nakai, *D. monticola* (Makino) C. Chr. Рассеянно единичными экземплярами растет *Athyrium yokoscense*. Изредка встречается *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée.

Кроме папоротников, представлены: *Anemone debilis* Fisch. ex Turcz., *Streptopus amplexifolius* (L.) DC., *Poa eminens*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Circaea alpina* L., *Ptarmica speciosa*, *Aruncus kamtschaticus*, а из кустарников — *Menziesia* *pentandra* и *Euonymus planipes*. На высоте примерно 250 м в древостое отмечается *Betula ermanii*, а немного выше (около 260 м) — *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. и *Phellodendron sachalinense* (Fr. Schmidt) Sarg. На высоте около 300 м древостой представлен прямоствольными березой и пихтой с травяным покровом из *Solidago kurilensis*, *Cacalia kamtschatica*, *Artemisia montana* и *Lycopodium serratum*.

На высоте около 360 м выделяется пихтово-ольхово-березовое криволесье с представителями рода *Sasa* (Abies sachalinensis+Alnus maximowiczii+Betula ermanii — Sasa kurilensis+Vaccinium ovalifolium). Кустарниковый ярус представлен *Vaccinium smallii*, *V. ovalifolium*, *Sorbus sambucifolia* и *Actinidia kolomikta*. Отмеченные в предыдущей ассоциации виды травянистых растений здесь представлены разреженными экземплярами, так как подавляются зарослями бамбука.

На южном склоне стланиково-кедровая формация расположена в большом диапазоне высот — от 400 до 850 м. Таким образом, почти половина этого склона (400 из 850 м) поросла сплошным преимущественно высоким кедровым стлаником. Сомкнутость крон до 0.9 привела к крайнему недостатку света для травяного покрова и соответственно — к бедности в видовом и количественном отношениях. На высоте около 500 м в травяном ярусе отмечены следующие виды: *Solidago kurilensis*, *Maianthemum kamtschaticum*, *Lycopodium obscurum* и *Chamaepericlymenum canadense*.

Высотное распределение растительности на горе Фрегат

Гора Фрегат (501 м), как и гора Герасимова, представляет собой фрагмент позднеплиоценового вулкана, расположенного на эрозионно-денудационной поверхности, сложенной туфами алехинской свиты позднемиоцен-плиоценового возраста и рвущими их телами кварцевых порфиров плиоцена. Приводораздельная поверхность наклонена на юго-восток и покрыта в основном низким кедровым стлаником.

Геоботанический профиль начинается с высокотравного фитоценоза, развитого на морских террасах, который представлен следующими видами: *Filipendula camtschatica*, *Artemisia montana*, *Scrophularia grayana* Maxim. ex Kom., *Polygonum weyrichii*, *Aster glehnii*, *Aralia cordata*, *Polygonum sachalinense*, *Aruncus kamtschaticus*, *Saussurea riederi*, *Anaphalis margaritacea*, *Rubia jesoensis*, *Bupleurum sachalinense* Fr. Schmidt., *Poa eminens*, *P. palustris* L., *Vicia cracca* L., *Calamagrostis langsdorffii*, *Vicia amoena* Fisch., *Senecio cannabifolius*, *Viola langsdorffii*, *Petasites amplus*.

На высокой террасе узкой долины ручья Фрегат наблюдается кленово-пихтово-высокотравное сообщество (Abies sachalinensis — Acer pictum — Lonicera glehnii+Ribes latifolium — Petasites amplus+Artemisia montana+Filipendula camtschatica). Состав 6П4К, сомкнутость 0.5—0.6. *Acer pictum* образует небольшую рощу. Здесь же произрастают *Phellodendron sachalinense*, *Sorbus commixta*, *Alnus hirsuta*. Достопримечательностью данного участка является один экземпляр *Taxus cuspidata* высотой около 8 м с толщиной ствола до 30 см. Кустарники немногочисленны и представлены следующими видами: *Ribes latifolium* Jancz., *Ilex rugosa*, *Eubotryoides grayana* (Maxim.) Hara, *Lonicera glehnii* Fr. Schmidt, *Euonymus sachalinense*, из лиан — *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch., *Celastrus strigillosa* и редкая для флоры острова *Schizophragma hydrangeoides* Siebold et Zucc. Травяной покров составлен видами *Polygonatum maximowiczii* Fr. Schmidt, *Aralia cordata*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Hemerocallis esculenta*, *Thalictrum sachalinense* Lecoy., *Carex blepharicarpa* Franch., *Trifolium pratense*, *Cacalia kamtschatica*, *Cirsium kamtschaticum*, *Petasites amplus*, *Artemisia montana*, *Filipendula camtschatica*, *Urtica platyphylla*, *Angelica ursina*, *Allium ochotense* Prokh., *Equisetum sylvaticum* L.

С относительным выполаживанием склона и соответственно резким уменьшением почвенно-грунтового увлажнения связано распространение на высотах от 50 до 120 м пихтово-папоротникового сообщества. Оно характеризуется преобладанием в древостое *Abies sachalinensis*, а в травяном ярусе папоротников:

Dryopteris austriaca, *D. amurensis*, *D. phegopteris*, *D. crassirhizoma* и *Athyrium pycnosorum* Christ.

Расположенный выше участок склона с выходами почвенно-грунтовых вод на поверхность зарос представителями рода *Abies* и *Osmunda asiatica*. На верхней части крутого участка и по краю более высокого пологого участка (170—180 м) четко выделяется пихтово-низкотравный фитоценоз, который характеризуется следующей совокупностью растений: из древесных распространена исключительно *Abies sachalinensis*, из кустарников — *Hydrangea paniculata*, *Menziesia pentandra*, *Vaccinium ovalifolium*, травяно-кустарничковый ярус состоит из *Sanguisorba tenuifolia*, *Solidago kurilensis*, *Cacalia kamtschatica* и *Chamaepericlymenum canadense*, из лиан — *Atragene ochotensis*.

Пихтово-бамбуковая ассоциация (Abies sachalinensis — Sasa kurilensis+Vaccinium ovalifolium — Carex sachalinensis) распространена на высотах от 230 до 340 м. Состав 10П, сомкнутость 0.5—0.6. В древостое встречаются единичные экземпляры *Kalopanax septemlobus* и *Actinidia kolomikta*. Выделение пихтово-бамбуковой ассоциации основано на преобладании в подлеске бамбука. Среди бамбука рассеянно растут единичными кустами *Vaccinium ovalifolium*, *Sorbus sambucifolia* и *Lonicera glehnii*, в травяном ярусе — в основном представители рода *Carex*.

На высотах 340—400 м пихтово-бамбуковое сообщество сменяется березово-пихтово-осоково-разнотравным (Abies sachalinensis — Betula ermanii+Sorbus commixta — Menziesia pentandra — Polygonatum maximowiczii+Actaea erythrocarpa — Maianthemum kamtschaticum+Carex sachalinensis). Состав 5П4Бк1Р, сомкнутость 0.5. Во втором ярусе изредка встречается *Taxus cuspidata*. Из кустарников характерны *Lonicera chamissoi*, *Eubotryoides grayana*, *Menziesia pentandra*; из лиан — *Rhus orientalis*. Травянистые растения представлены *Disporum sessile* (Thunb.) D. Don, *Solidago kurilensis*, *Actaea erythrocarpa*, *Lilium medeoloides*, *Polygonatum maximowiczii*, *Maianthemum kamtschaticum*, *Viola selkirkii*, *Osmunda asiatica*, *Heracleum lanatum*, *Trientalis europaea* L., *Carex thunbergii* Steud., *C. sachalinensis*, *Aruncus kamstchaticus*, *Circaea alpina*.

От высоты 400—470 м расположено кедровостланиково-березово-ольховое сообщество (Betula ermanii+Alnus maximowiczii — Pinus pumila — Sorbus sambucifolia — Chamaepericlymenum canadense). Состав 5О3Бк2Ск, сомкнутость 0.6. Кустарниковый ярус представлен *Sorbus sambucifolia*, *Vaccinium ovalifolium*, *Rhododendron aureum*. Травяно-кустарничковый ярус состоит из *Chamaepericlymenum canadense*, *Maianthemum kamtschaticum* и *Empetrum asiaticum*.

Вершинная поверхность покрыта сплошным ковром *Pinus pumila* сомкнутостью 0.9. Растения видов *Abies sachalinensis*, *Picea glehnii* и *Alnus maximowiczii* встречаются рассеянно и имеют искривленную форму. Под сплошными сомкнутыми кронами *Pinus pumila* растут только *Chamaepericlymenum canadense*, *Lycopodium complanatum* и *L. clavatum* L.

Основные закономерности высотного распределения растительности

В результате проведенных исследований растительности на горах Фрегат, Герасимова и Морозова выявлен ряд закономерностей. Так, на всех трех горах намечается набор из одних и тех же формаций: пихтовая, хвойно-березовая, каменноберезово-ольховое криволесье и кедровостланиковая. На западном и северном более крутых и южном более пологом склонах набор формаций один и тот же. Эти закономерности позволяют выделить надежно четыре подпояса и определить их границы. Название каждого подпояса дано по доминирующим видам (см. таблицу).

Кленовая и тиссовая рощи, а также *Phellodendron sachalinense* и *Kalopanax septemlobus* распределены ограниченно по площади и высоте (не выше 120 м). Пихта является наиболее распространенным видом. Ее ассоциации произрастают на значительной части склонов, составляющих 50 (гора Фрегат), 60 (Герасимова) и 80 % (Морозова) от высоты гор. Таким образом, чем выше гора, тем шире пояс и бо́льшую часть склона он занимает.

Вторым по распространению видом является кедровый стланик. Его ассоциации занимают верхние части склонов и составляют 20 (Фрегат), 40 (Морозова), Высотные подпояса растительности гор Фрегат, Герасимова и Морозова

Подпояс	Высота верхней границы подпояса, м		
	гора Фрегат, северный склон	гора Герасимова, южный склон	гора Морозова, западный склон
Пихтовый	340	250	500
Березово-пихтовый	400	360	640
Березово-криволесный	470	400	730
Кедровостланиковый	501	850	910

50 % (Герасимова). Характерной особенностью кедрового стланика является его распространение на большую высоту по южным склонам. Так, в долине р. Золотой в верховье одного из истоков склон южной экспозиции сплошь зарос стлаником почти до русла, а северный — *Betula ermanii* до водораздела отрога хр. Докучаева. Видимо, южные склоны более сухие и теплые, поэтому нишу, соответствующую по высоте березовому криволесью, занимает кедровый стланик. Например, южный склон горы Герасимова покрыт стлаником более чем на половину по высоте склона. Подпояс *B. ermanii* имеет несравненно меньшее распространение, занимая 14, 16 и 11 % от высоты гор Фрегат, Герасимова и Морозова. Нижняя граница березового криволесья расположена на высотах 400 (гора Фрегат), 360 (Герасимова) и 640 м (Морозова). Южная экспозиция более теплого и сухого склона горы Герасимова, по-видимому, обусловила сильное, почти в 2 раза, увеличение подпояса сплошного кедрового стланика и соответственно понижение нижней границы березового криволесья. Сравнивая границы подпоясов гор Фрегат и Морозова, можно предположить зависимость изменения этих границ не только от экспозиции склона и широты местности, но и от высоты горы.

Повышение нижней границы березового криволесья от 400 (Фрегат) до 640 м (Морозова) почти прямо пропорционально увеличению высоты этих гор от 501 до 910 м. Отсюда можно сделать вывод о том, что изменение положения нижней границы криволесья, прежде всего *B. ermanii*, обусловлено степенью почвенно-грунтовогоу влажнения, которая определяется в основном протяженностью участка склона от вершины до данного подпояса. Выявлена зависимость от влажности высоты распределения растительности. Например, на горе Фрегат представители рода *Sasa* и влаголюбивого рода *Carex* появляются на высоте 330 м; в 30 м ниже, в ранее сухом тальвеге, обнаружен водоток. На высоте 220 м пихтово-бамбуковая ассоциация сменяется более влаголюбивой пихтово-папоротниковой. На высотах 160—110 м на крутой части склона, где имеется выход грунтовых вод, получило развитие пихтово-зеленомошно-низкотравное сообщество. Ниже, на высокой террасе ручья Фрегат, вновь распространена пихтово-папоротниковая ассоциация.

Таким образом, последовательная смена ассоциаций по склону в соответствии с повышением увлажнения почв подтверждает вывод о зависимости изменения границ подпоясов, в частности растительных ассоциаций, от высот конкретных гор, от которых зависит распределение вниз по склону почвенно-грунтовых вод.

Практическая ценность выводов и материалов геоботанического профилирования заключается в возможности их использования при изучении Курильского заповедника на Кунашире. На изучаемой нами территории собран гербарий, который содержит 110 видов растений, в том числе 2 редких (*Sedum ishidae*, *Schizophragma hydrangeoides*), 3 — занесенных в «Красную книгу» (1978) (*Taxus cuspidata*, *Cardiocrinum glehnii*, *Picea glehnii*), 17 видов, имеющих кормовое и пищевое значение, 35 — лекарственных. Количественная оценка растительности будет наиболее широко применена при последующих исследованиях ландшафтов Кунашира и других Курильских островов.

В северной части Кунашира расположены все высотные пояса и типичные ландшафты Южных Курильских островов, удаленные от населенных пунктов и потому не подвергающиеся антропогенному воздействию. Курильский заповедник наряду с другими ключевыми районами Северных и Средних Курильских островов может помочь разработке проблемы развития островных экосистем с точки зрения теории оптимального управления природными ресурсами и их использования.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. М. Редкие виды сосудистых растений на острове Кунашир. — В кн.: Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 93—99. — *Алексеева Л. М.* Флора острова Кунашир (сосудистые растения). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983, 128 с. — *Васильев В. Н.* Краткий очерк растительности Курильских островов. — Природа, 1946, № 6, с. 40—53. — *Воробьев Д. П.* Растительность Курильских островов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 93 с. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н. и др.* Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 372 с. — *Егорова Е. М.* Дикорастущие декоративные растения Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1977. 253 с. — *Ивлев А. М., Руднева Е. Н.* Почвенная карта. — В кн.: Атлас Сахалинской области. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1967, с. 102—103. — *Корсунская Г. В.* Курильская островная дуга (физико-географическая характеристика). М.: Географгиз, 1958. 224 с. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с. — *Методика* полевых физико-географических исследований. М.: Высшая школа, 1972. 300 с. — *Нефедов В. В., Пармузин Ю. П.* Природное районирование. — В кн.: Атлас Сахалинской области. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1967, с. 125—129. — *Сваричевская З. А.* Горы, их образование и классификация. — В кн.: Структурная геоморфология горных стран. М.: Наука, 1975, с. 20—25. — *Селедец В. П.* К ботанико-географическому районированию острова Итуруп. — В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1969, с. 181—191. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шмидт В. М.* Количественная характеристика флоры Курильских островов. — Вестн. ЛГУ, 1974, вып. 3, № 15, биология, с. 52—63. — *Ярошенко П. Д.* Материалы к геоботанической характеристике лесной растительности южных Курильских островов. — В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан: Изд-во АН СССР, 1960, с. 138—153.

Южно-Сахалинский
государственный педагогический институт,
Институт морской геологии и геофизики,
Южно-Сахалинск.

Получено 18 VII 1983,
вторично 12 V 1986.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.26 (575.4)

В. И. Михайлов

SYNEDRA KOGANII (*BACILLARIOPHYTA*) — НОВЫЙ ВИД ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ИЗ ВОДОЕМОВ ТУРКМЕНИИ

V. I. MIKHAILOV. *SYNEDRA KOGANII* (*BACILLARIOPHYTA*) — A NEW SPECIES OF DIATOM ALGAE FROM THE TURKMENIA RESERVOIRS

На основании данных световой и электронной микроскопии приводится описание нового вида планктонной диатомовой водоросли из рода *Synedra*. Особое внимание обращено на большую изменчивость, которая свойственна этому виду. Изменения морфологической структуры створок вызваны воздействием экологических факторов, в первую очередь температуры воды. Делается вывод о значительной экологической пластичности *S. koganii*, определяющей полиморфизм данного вида.

Обработаны пробы фитопланктона Куртлинского и Хаузханского водохранилищ (Туркменская ССР),[1] в которых обильно была представлена планктонная диатомовая водоросль с неясным систематическим положением, ориентировочно определенная в Институте ботаники Туркменской ССР как *Synedra* sp. Экземпляры этого вида имеют очень тонкую структуру панциря, и поэтому в световом микроскопе можно видеть лишь очертания створок, другие же морфологические элементы неразличимы.

В результате исследования, проведенного с помощью трансмиссионного электронного микроскопа, был выявлен вариационный ряд вида и получено подробное представление об особенностях его морфологии. На основании новых данных подтвердилось предположение о принадлежности этой водоросли к роду *Synedra* Ehr. Вид идентифицирован как новый для науки.

Массовое развитие редких или ранее не известных видов является предвестником начальной стадии прогрессирующего загрязнения водоема (Lange-Bertalot, Bonik, 1976). Как правило, это свидетельствует о наличии в водоеме мезосапробных условий, а данные виды являются одними из лучших индикаторов загрязнения, и поэтому их изучение приобретает сегодня особую ценность.

Ю. Е. Любезнов (письменное сообщение) отмечает, что описываемый вид водоросли в заметных количествах появился в составе фитопланктона крупных водоемов Туркмении к началу 70-х годов. В настоящее время его максимальное развитие наблюдается в конце зимы и ранней весной, а летом его вегетация замедляется. В водохранилищах под Ашхабадом численность описываемого вида достигает 25 млн. клеток на 1 л, а в озерах Ташаузской обл. — свыше 50 млн. (биомасса до 8 г/м^3). Сведение о возможных причинах массового появления этого вида в последние годы содержатся в работе, посвященной изучению фитопланктона Куртлинского водохранилища (Коган, Любезнов, 1983).

Synedra koganii Mich. sp. nov. (табл. I и II). — Cellulae solitariae; valvae ab anguste lanceolatis ad lineares (tab. I, *1—5*), versus apices rotundatos gradatim angustatae (tab. I, *6—8*), 26—90 μm longae, in parte centrali 1.2—2, ad apices 0.3—0.5 μm latae. Structura tenera, striae 24—32 in 10 μm. Area axillaris anguste linearis, centro liviter dilatata. Secundum marginem lateralem valvarum areolae magnae saepe adsund (tab. II, *1*), striae transversales ex parte reductae. In apice valvae excrescentia bilabiata et rimae tres breves adsund (tab. II, *3—5*), paries valvae incrassationibus longitudinalibus. Anuli intercalares tenues, perforati (tab. II, *2*).

---

[1] Пользуясь случаем, благодарю Ю. Е. Любезнова, приславшего данный материал.

Habitat in phytoplancto aquationum Kurtlinskoje et Chauzchanskoje, in lacuum regionis Taschauz (Turkomania), in fluminis Volga. Species aquae dulcis, planctica est.

Typus: URSS, Turkomania, aquatio Kurtlinskoje, 15 II 1982, Y. E. Ljubesnov, V. I. Michailov. In Inst. Probl. Biol. Reg. Boreal. Centr. Sci. Extremiorient. Acad. Sci. URSS (Magadan) et in Inst. Bot. Acad. Sci. Turkomaniae (Aschchabad) conservatur.

Affinitas. Species *Synedrae montanae* Krasske similis est, sed structura valvae teneriore differt.

Клетки одиночные; створки от узколанцетных до линейных (табл. I, *1—5*), постепенно суженные к закругленным концам (табл. I, *6—8*), 25—90 мкм дл., в центральной части 1.2—2, у концов 0.3—0.5 мкм шир. Структура нежная, штрихов 24—32 в 10 мкм. Осевое поле узколинейное, в центре слегка расширенное. Вдоль бокового края створок часто можно наблюдать крупные ареолы (табл. II, *1*), поперечные штрихи частично редуцированы. На конце створки имеются двугубый вырост и три короткие щели (табл. II, *3—5*), стенки створки с продольными утолщениями. Вставочные ободки тонкие, перфорированные (табл. II, *2*).

Обитает в фитопланктоне Куртлинского и Хаузханского водохранилищ, в озерах Ташаузской обл. (Туркмения), в р. Волге. Пресноводный планктонный вид.

Тип: СССР, Туркменская ССР, Куртлинское водохранилище, 15 II 1982, Ю. Е. Любезнов, В. И. Михайлов. Хранится в Институте биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (Магадан) и в Институте ботаники АН ТССР (Ашхабад).

Родство. По форме створки обнаруживает сходство с *Synedra montana* Krasske («Диатомовый анализ», 1950), но отличается более тонкой структурой створки.

Назван в честь советского альголога, чл.-корр. АН ТССР Ш. И. Когана.

Вид отличается большим полиморфизмом, как на видовом, так и на популяционном уровнях. Особенно изменчивы такие признаки, как длина створки (почти в 4 раза) и отношение длины створки к ее ширине (от 20 до 60). Обращает на себя внимание закономерное изменение структуры морфологических элементов, вызванное, очевидно, воздействием экологических факторов, в первую очередь температуры воды. Так, в февральской популяции *S. koganii* из Куртлинского водохранилища при температуре воды 3.8 °С доминируют особи с длинной створкой более плотной структуры, причем штрихи у них редуцированы в меньшей степени (табл. I, *1*, *2*). В летних пробах из того же водохранилища (температура воды от 20 до 25°) преобладают более короткие экземпляры (табл. I, *4*, *5*). Штрихи у них подвергаются значительной редукции с образованием продольного ряда отдельных крупных ареол, проходящего по внешнему краю створки (табл. II, *3*, *4*). Это делает створки более легкими и способствует парению клеток в теплой воде, которая, как известно, обладает меньшей плотностью. Таким образом, можно сделать вывод о большой экологической пластичности вида, во многом определяющей характерный для него полиморфизм.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовый анализ. Кн. 3. Гос. изд-во геол. лит-ры 1950. 398 с. — *Коган Ш. И.*, *Любезнов Ю. Е.* Фитопланктон Куртлинского водохранилища. — Гидробиол. журн., 1983, т. 19, № 1, с. 13—19. — *Lange-Bertalot H.*, *Bonik K.* Massenentwicklung bisher seltener und unbekannter Diatomeen als Indikator starker Abwasserbelastung in Flussen. — Arch. Hydrobiol. Suppl., 1976, vol. 49, Algol Studies, 16.

Институт биологических
проблем Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 17 V 1985.

УДК 005 : 582.662

В. П. Бочанцев

IRANIA — НОВАЯ СЕКЦИЯ РОДА *SALSOLA* (*CHENOPODIACEAE*)

V. P. BOTSCHANTZEV. *IRANIA* — A NEW SECTION OF THE GENUS *SALSOLA* (*CHENOPODIACEAE*)

Описана новая секция рода *Salsola*.

Доктор M. Assadi собрал в Центральном Иране (провинция Йезд) и описал очень интересный вид — *Salsola abarghuensis* Assadi. Этот вид, с одной стороны, тяготеет к секции *Belanthera* Iljin, с другой — к секции *Coccosalsola* Fenzl рода *Salsola* L., но отличается от обеих весьма существенными признаками, поэтому он выделяется в особую, описываемую здесь монотипную новую секцию *Irania* Botsch. рода *Salsola* L.

Попутно здесь же дается исправленное и дополненное описание *S. abarghuensis*.

Salsola L. sect. Irania Botsch. sect. nov. — Frutex ramis foliisque alternis, juvenilibus pilis multicellularibus, sat longis et brevioribus, rectis (pro more corrugatis), patentibus, tenuibus, sensim acuminatis, levibus, dein deciduis dense tectis. Folia caulina carnosa, teretia, obtusa, basi constricta, in axilla fasciculo pilorum sat longorum foliis dejectis persistentium praedita. Inflorescentia paniculata. Flores alterni, solitarii. Perianthii phylla apice rotundata, fructificatione vix infra medium alas horizontales paleaceas praebentia, glabra, sub alis tantum margine ciliata. Filamenta extra discum hypogynum affixa; antherae ad medium partitae, appendicibus parvis solidis levibus obtusis; discus hypogynus patelliaris, lobis semirotundis levibus. Stigmata linearia, obtusata, intus villosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus. *S. abarghuensis* Assadi.

Affinitas. A *Salsola* L. sect. *Coccosalsola* Fenzl ramis foliisque juvenilibus pilis multicellularibus, sensim acuminatis tectis differt. A *Salsola* L. sect. *Belanthera* Iljin antherarum appendicibus obtusis, levibus, parvis distinguitur.

Кустарник с очередными ветвями и листьями, в молодом состоянии густо опушенными довольно длинными и более короткими, многоклеточными, прямыми (обычно смятыми), оттопыренными, тонкими, постепенно заостренными, гладкими, впоследствии опадающими волосками. Стеблевые листья мясистые, вальковатые, тупые, в основании перетянутые, в пазухе с пучком довольно длинных волосков, остающихся после опадения листьев. Соцветие метельчатое. Цветки очередные, одиночные. Листочки околоцветника с закругленной верхушкой, при плодах немного ниже середины развивают горизонтальные пленчатые крылья, голые и только под крыльями по краям реснитчатые. Тычиночные нити прикреплены снаружи подпестичного диска; пыльники разделены наполовину, придатки пыльников мелкие, плотные, гладкие, тупые; подпестичный диск блюдцевидный, с полукруглыми, гладкими лопастями. Рыльца линейные, притупленные, изнутри ворсинчатые, равны столбику. Семена горизонтальные.

Тип: *S. abarghuensis* Assadi.

Родство. От *Salsola* L. sect. *Coccosalsola* Fenzl отличается многоклеточными, постепенно заостренными волосками опушения молодых ветвей и листьев. От *Salsola* L. sect. *Belanthera* Iljin отличается мелкими, гладкими, тупыми придатками пыльников.

S. abarghuensis Assadi, 1984, Iran. Journ. Bot. 22 : 136, fig. 4. — Кустарник до 2 м выс., с очередными ветвями, листьями и цветками. Молодые ветви и листья густо опушены довольно длинными и более короткими, многоклеточными, прямыми (обычно смятыми), оттопыренными, тонкими, постепенно заостренными, гладкими, впоследствии опадающими волосками; молодые ветви, лишившиеся опушения, желтовато-белые. Стеблевые листья до 2 см дл. и 3—4 мм толщ., мясистые, вальковатые, тупые, в основании перетянутые, в пазухе с пучком прямых довольно длинных волосков, остающихся после опадения листьев. Соцветие метельчатое; цветки одиночные, густо расположенные. Прицветные листья голые, мясистые, самые нижние листовидные, булавовидные, до 6.5 мм дл., длиннее прицветничков и околоцветника; верхние чешуевидные, почти округлые, по краям пленчатые, около 1 мм дл., короче прицветничков и околоцветника. Прицветнички голые, мясистые, почти округлые, с горбиком в основании, в пазухе с клубочком курчавых волосков, по краям пленчатые, 1.3—1.7 мм дл., короче околоцветника. Околоцветник 2.1 мм дл. и около 6 мм шир. (с крыльями); листочков околоцветника 5, яйцевидных, с закругленной верхушкой, голых, только под крыльями по краям реснитчатых, при плодах, немного ниже середины развивающих соломенно-желтые или бледно-коричневые горизонтальные пленчатые крылья, над крыльями собранных пологим конусом. Тычинок 5; тычиночные нити плоские, узкотреугольные, постепенно к пыльникам суженные, прикрепленные снаружи подпестичного диска; пыльники 1 мм дл. (плотный тупой придаток 0.1 мм дл.) и 0.5 мм шир., разделены наполовину; подпестичный диск блюдцевидный, с полукруглыми, слегка утолщенными, голыми лопастями, одинаковой ширины с основаниями тычиночных нитей. Рыльца линейные, притупленные, изнутри ворсинчатые, снаружи голые, 0.7 мм дл., равны столбику. Семена горизонтальные.

Тип: Persia, prov. Yazd, 30 km S. of Dehshir, Kavir-e Abarghu, on soft solonchak soil, alt. 1500 m, 16 X 1981, n° 36 481, Assadi and Abouhamzeh (TARI, изотип — LE).

Распространение. Иран (известна только из указанного пункта).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 IV 1986.

УДК 582.544 (—925.11/.16)

Бот. журн., т. 71, № 10

С. В. Бубнова

РОД *ELEOCHARIS* (*CYPERACEAE*) В СИБИРИ

S. V. BUBNOVA. THE GENUS *ELEOCHARIS* (*CYPERACEAE*) IN SIBERIA

Приводятся краткий обзор видов рода *Eleocharis*, встречающихся в Сибири, сведения об экологии и распространении, важнейшие синонимы для спорных таксонов. Указываются два вида — *E. parvula* и *E. klingei* — и один подвид *E. mamillata* subsp. *ussuriensis*, новые для территории Сибири, описывается новый для науки вид *E. tuvinica*.

Обработка материала по роду *Eleocharis* R. Br. для сводки «Флора Сибири» сопровождалась просмотром гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград), Московского государственного университета (Москва), Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск), Томского государственного университета (Томск), Института биологии Якутского филиала СО АН СССР (Якутск). В результате этой ревизии выявлено, что на территории Сибири произрастают 11 видов и 2 подвида рода *Eleocharis*.

Ниже приводятся конспект видов, составленный по системе Т. В. Егоровой (1981), сведения об их экологии и географическом распространении. Для тех таксонов, которые в работе Егоровой (1981) трактовались иначе, приведены синонимы с учетом данных региональных «Флор» и «Определителей» для Сибири (Цинзерлинг, 1929, 1935; Попов, 1957; Сергиевская, 1961, 1972; Соболевская, 1965, 1984; Михалева, 1974; Малышев, 1979).

Территория Сибири принимается нами в пределах административных границ РСФСР.

Subgen. *Zinserlingia* Egor.

Sect. 1. *Pauciflorae* Beauverd.

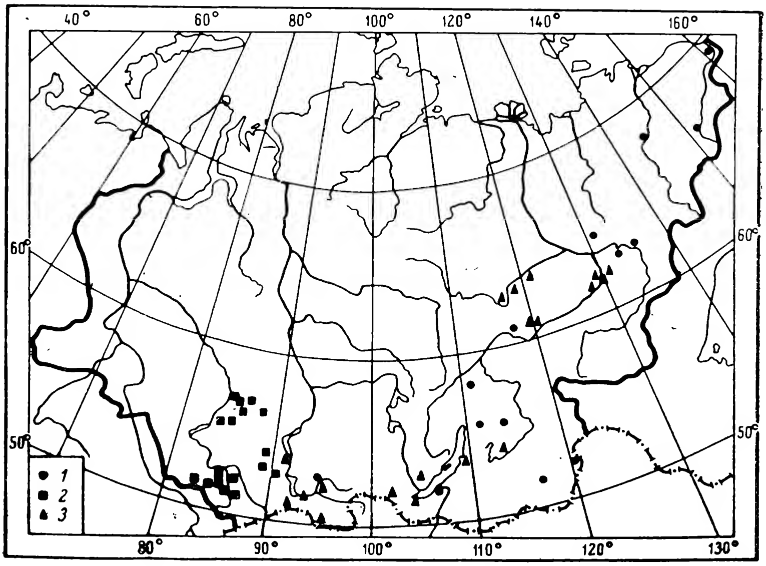


Рис. 1. Ареалы некоторых представителей рода *Eleocharis*.

1 — *E. acicularis* subsp. *yokoscensis*, *2* — *E. austriaca*, *3* — *E. klingei*.

1. *E. quinqueflora* (Hartm.) O. Schwarz.

У термальных источников, в поймах рек, в мочажинах. Нередко образует чистые заросли.

Бореальный, преимущественно евразиатский вид, заходящий в Арктику только на севере Европы, в Сибири встречается в южных районах, довольно редко. Северная граница распространения вида в Западной и Средней Сибири проходит по 63° с. ш.: по рекам Сосьве и Подкаменной Тунгуске. В Восточной Сибири вид продвигается севернее, до 68° с. ш.: Якутия, Олекминский р-н, р. Алга-Сала. Для Якутии вид ранее не указывался. Кроме отмеченного выше, приводим еще 4 местонахождения: Сунтарский р-н, бассейн Вилюя, 19 км ниже р. Улахан-Вава; Вилюйский р-н, в 4 км к востоку от г. Вилюйска, около оз. Сордоннох; Мирнинский р-н, р. Могды; Олекминский р-н, окр. пос. Чапаево.

Sect. 2. *Parvulae* Egor.

2. *E. parvula* (Roem. et Schult.) Bluff, Nees et Schauer.

На солончаках.

Мелкое солончаковое растение, легко смешиваемое с *E. acicularis* (L.) Roem. et Schult. В Евразии ареал этого вида разорван на две части: европейскую (едва заходит в Среднюю Азию у северо-западного побережья Каспийского моря) и восточно-азиатскую (юг Дальнего Востока, Япония, п-ов Корея). Для Сибири ранее не указывался. В гербарии БИН обнаружены хорошо сохранившиеся экземпляры этого вида со зрелыми плодами с р. Шилки из Читинской обл., собранные Н. С. Турчаниновым в 1839 г.

Subgen. 2. *Eleocharis*.

Sect. 3. *Aciculares* C. B. Clarke.

3. *E. acicularis* (L.) Roem. et Schult.

Subsp. *acicularis*.

По илистым и песчаным берегам, на дне неглубоких водоемов. Образует чистые заросли. Встречается во всех районах Сибири.

Subsp. *yokoscensis* (Franch. et Savat.) Egor.

В поймах рек, на мелководьях.

Описанный из Японии подвид *E. acicularis* subsp. *yokoscensis* — восточно-азиатская раса, замещающая к востоку от р. Лены, а также в Монголии, Китае и Японии типовой подвид. Указывался в Сибири лишь для Даурии (с. Усть-Уров), обнаружен в сборах с территории восточнее р. Лены и в бассейне р. Колымы наряду с типовым подвидом. Самое западное нахождение этого подвида:

Тува, окр. г. Краснотуранска 94° в. д., самое северное — Якутия, пос. Черский, 69° с. ш. (рис. 1, *1*).

Sect. 4. *Leiocarpeae* C. B. Clarke.

4. *E. wichurae* Boeck.

На болотах и лугах.

Распространен на Дальнем Востоке, в Японии, Маньчжурии, на п-ве Корея, в Сибири известен из одного пункта в Читинской обл. между Яблоновым хребтом и оз. Шакша.

Sect. 5. *Annuae* Beauverd.

5. *E. ovata* (Roth) Roem. et Schult.

На песчаных и илистых берегах водоемов.

В Сибири встречается дизъюнктивно в Томской обл., в Новокузнецком р-не по р. Мрассу и р. Верхняя Терсь в Кемеровской обл., на северном побережье Байкала, найден в Якутии: Алданский р-н, пос. Эльдикан. Некоторые авторы (Сергиевская, 1972; Егорова, 1981) ошибочно приводили *E. ovata* для Читинской обл. на основании указаний Турчанинова для р. Кыры и Б. А. Федченко для р. Белый Урюм. Эти гербарные образцы, как мы убедились, принадлежат *E. palustris* (L.) Roem. et Schult.

Sect. 6. *Eleocharis.*

6. *E. mamillata* Lindb. fil.

Subsp. *mamillata.*

На болотистых берегах рек, травяных болотах, в мелководьях стоячих водоемов.

Встречается во всех районах юга Сибири, но довольно редко, найден также в Якутии. Многие сибирские коллекторы относили к этому виду экземпляры, принадлежащие *E. sareptana* Zinserl., главным образом из-за некоторого сходства формы стилоподия (сосцевидная) и числа щетинок (5—8). Эти виды хорошо различаются по многим признакам. У *E. mamillata* две бесплодные чешуи в основании колоска, 40—70 цветков в колоске, поверхность плодов мелкоточечная, стилоподий плотно прилегает к верхушке плода (рис. 2, *1*). У *E. sareptana* одна бесплодная чешуя в основании колоска, 20—40 цветков в колоске, поверхность плодов мелкоячеистая, стилоподий хорошо отграничен от плода (рис. 2, *2*, *3*).

Subsp. *ussuriensis* (Zinserl.) Egor.

На травяных болотах и лугах.

Евразиатский вид *E. mamillata* s. str. в Японии, Маньчжурии, Уссурийском крае замещается близкородственной расой *E. mamillata* subsp. *ussuriensis*. Образцы этого подвида обнаружены в сборах из Читинской обл. (ст. Ксеньевская) и Якутии (Вилюйский р-н, урочище Сымалыр; Алданский р-н, пос. Солнечный). Для Сибири подвид приводится впервые.

7. *E. austriaca* Hayek, 1910, Sched. Fl. Stir. Exs. 19—20: 8. — *E. leptostylopodiata* Zinserl. 1935, Фл. СССР, 3: 581, 75; Сергиевская, 1961, Фл. Зап. Сиб. 12, 1 : 3142. — *E. mamillata* subsp. *austriaca* (Hayek) Strandhede; Егорова, 1981, Новости сист. высш. раст. 18 : 112.

По сырым болотистым берегам водоемов, на карбонатной почве, в горах поднимается до 1500 м над ур. м.

Близок *E. mamillata*, имеет в Сибири четко очерченный ареал, ограниченный Горным Алтаем, Кузнецким Алатау и их предгорьями (рис. 1, *2*).

8. *E. palustris* (L.) Roem. et Schult.

На берегах и мелководьях водоемов, старицах, низинных болотах, лугах, канавах, нередко образует чистые заросли.

Широко распространен во всех районах Сибири. Северная граница распространения проходит по 68—69° с. ш., заходит в Арктику в нижнем течении р. Яны.

Очень полиморфный вид, образует множество экологических форм, по всему ареалу варьирует по форме стилоподия и длине щетинок.

9. *E. sareptana* Zinserl. 1929, Фл. Юго-Вост. 3: 279. — *E. fennica Palla* var. *sareptana* (Zinserl.) Zinserl. 1935, цит. соч.: 587, 87. — *E. paucidentata* Zinserl. 1935, цит. соч. : 588, 87. — *E. scythica* Zinserl. 1935, цит. соч. : 586, 84. — *E. euuniglumis* auct. non Zinserl. : Сергиевская, 1961, цит. соч. : 3144; Собо-

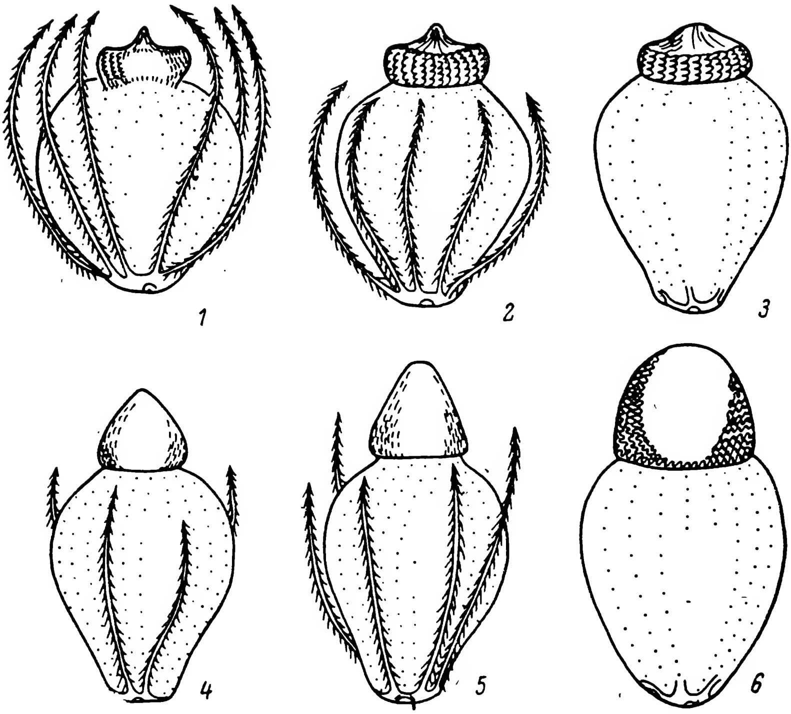


Рис. 2. Плоды видов рода *Eleocharis* со стилоподием и околоцветником.

1 — *E. mamillata* s. str., 2, 3 — *E. sareptana*, 4 — *E. uniglumis*, 5 — *E. klingei*, 6 — *E. tuvinica*.

левская, 1965, Фл. Красноярск. края, 3 : 20. — *E. uniglumis* auct. non (Link) Schult. : Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб. 1 : 131; Сергиевская, 1972, Фл. Заб. 3 : 21; Михалева, 1974, Опред. высш. раст. Якутии : 105; Малышев, 1979, Фл. Центр. Сиб. 1 : 147; Егорова, 1981, цит. соч : 120, р. р.; Соболевская, 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 278.

На солонцеватых, болотистых лугах, мелководьях водоемов.

Во всех районах, кроме Арктики.

Ю. Д. Цинзерлинг (1929) описал с юго-востока европейской части СССР два вида: *E. sareptana* и *E. scythica*, которые имели плоды с сосцевидным или лепешковидным стилоподием, ширина которого много больше высоты, но различались только цветом колосковых чешуй. Во «Флоре СССР» Цинзерлинг (1935) приводит *E. sareptana* уже в качестве разновидности *E. fennica* var. *sareptana* и относит к ней растения юга европейской части, Кавказа, Средней Азии и Сибири, отделяя прибалтийскую расу *E. fennica* Palla s. str. Наряду с этим он описывает из Казахстана еще один вид *E. paucidentata* со сходными признаками.

Егорова (1981) при изучении болотниц СССР объединила 4 описанные Цинзерлингом вида и несколько других видов под общим названием *E. uniglumis* (Link) Schult. s. l. Гербарные экземпляры *E. uniglumis* s. str. по описанию лектотипа (Strandhede, 1966) имеют плоды с коническим стилоподием, ширина которого 0.6, а высота 0.5 мм (рис. 2, *4*). Такие же размеры у растений европейской части СССР (Егорова, 1976). Растения из Сибири имеют сосцевидный или лепешковидный стилоподий с шириной 0.7—0.9 (1), высотой 0.3—0.5 мм (рис. 2, *2*, *3*), их следует выделить в качестве самостоятельного вида, восстановив название *E. sareptana*, данное Цинзерлингом.

E. zinserlingii Zoz, который Егорова также относит в синонимы *E. uniglumis*, по нашему мнению, является синонимом другого вида *E. oxylepis* (Meinsh.) B. Fedtsch.

10. *E. klingei* (Meinsh.) B. Fedtsch. 1915, Раст. Туркест.: 165; Цинзерлинг, 1935, цит. соч. : 82; Егорова, 1981, цит. соч.: 121, р. р. — *E. korshinskyana*

Zinserl. 1935, цит. соч. : 588, 88. — *E. fennica* auct. non Palla — Михалева, 1974, цит. соч. : 105 (рис. 2, *5*).

На сырых и болотистых солончаковых лугах и по берегам рек.

Для Сибири ранее не указывался. Обнаружен в сборах с территории Тувы, Бурятии и центральной части Якутии. Типовой материал *E. klingei* и *E. korshinskyana*, исследованный нами, немного отличается по форме плодов и размерам стилоподия: у *E. klingei* стилоподий правильно-конический с высотой, равной ширине, плод двояковыпуклый; у *E. korshinskyana* стилоподий ширококонический, ширина его немного больше высоты, плод неправильно-двояковыпуклый. Однако просмотр гербария из Средней Азии и Сибири показал, что между ними существуют переходные формы, что не дает основания считать их самостоятельными видами. *E. scythica*, который Егорова относит к *E. klingei*, по нашему мнению, является синонимом *E. sareptana*.

11. **E. tuvinica Bubnova sp. nov.** — Planta perennis, rhizomate repente, caulibus laxe fasciculatis. Vaginae foliorum stramineae, inferne rubescentes. Caules 1.5—1.7 mm in diam., 30—40 cm alti, virides, manifeste sulcati, fasciculis vascularibus 16. Spiculae lanceolatae, 8—18 mm longae, 3.5—4 mm latae. Squama infima obtusa, ad $^2/_3$ basin spiculae amplectens, spicula ad quadruplo brevior. Squamae pallide brunneae, ovato-lanceolatae, margine hyalino lato. Fructus 1.5—1.65 mm longi, 1.27—1.43 mm lati, bicovexi, flavi, nitidi, superficie distincte alveolata. Stylopodium magnum, inflatum, pileiforme, 0.68—0.9 mm longum, 1.05—1.25 mm latum, fructu duplo brevius, basi fructus apice subangustius. Setae hypogynae nullae vel 4—5, fructu breviores, dentibus minutis retrorsis. Stigmata 2 (fig. 2, *6*).

Typus: RSSA Tuva, distr. Tes-Chemensis, declive australe jugi Tannu-Ola Orientalis, 1200 m s. m., ripa orientalis lacus Amda-gyn-Chol, in palude caricosa, 4 VIII 1972, V. Chanminczun, L. Kupalova, L. Eremenko (LE, isotypus NS, TK).

Affinitas. Ab *E. uniglumis* (Link) Schult. et *E. klingei* (Meinsh.) B. Fedtsch. stylopodio magno inflato pileiformi (nec mamillato vel conico), fructu duplo (nec triplo-quadruplo) breviore, basi fructus apice vix tantum (nec duplo) angustiore differt.

Distributio. Pars australis prov. Krassnojarck (incl. Chakassia), Tuva, Asia Media (jugum Terskej-Alatau).

Многолетнее растение с ползучим корневищем. Стебли расположены рыхлыми пучками. Листовые влагалища соломенно-желтые, внизу красноватые. Стебли 1.5—1.7 мм в диам., 30—40 см выс., зеленые, заметно бороздчатые, с 16 сосудистыми пучками. Колоски ланцетовидные, 8—18 мм дл., 3.5—4 мм шир. Нижняя бесплодная чешуя тупая, на $^2/_3$ охватывает основание колоска и достигает $^1/_4$ его длины. Чешуи светло-коричневые, яйцевидно-ланцетные, с широкими белоперепончатыми краями. Плоды 1.5—1.65 мм дл., 1.27—1.43 мм шир., двояковыпуклые, желтые, блестящие, с хорошо выраженной ячеистой поверхностью. Стилоподий крупный, вздутый, шапкообразный, 0.68—0.9 мм дл., 1.05—1.25 мм шир., по высоте равен половине плода, основание стилоподия немного у́же верхушки плода. Околоцветные щетинки не развиты или их 4—5, короче плода, с мелкими вниз направленными зубчиками. Рылец 2 (рис. 2, *6*).

Тип: Тувинская АССР, Тес-Хемский р-н, южный склон хр. Восточный Танну-Ола, 1200 м над ур. м., восточный берег оз. Амдагын-Холь, на осоковом болоте, 4 VIII 1972, В. Ханминчун, Л. Купалова, Л. Еременко (LE, изотипы — NS, TK).

Паратипы (paratypi): Красноярский край, Усть-Абакский р-н, оз. Уоз-Кель, 7 VIII 1958, В. Марьясова, Л. Зезюлина; Хакасия, оз. Учум, 55°10′ с. ш., 6 VII 1934, В. Ревердатто; Тувинская АССР, окр. пос. Ак-Тал, пойма, р. Ээр-Су, 21 VII 1973, В. Ханминчун, В. Дюков.

Родство. От *E. uniglumis* (Link) Schult. и *E. klingei* (Meinsh.) B. Fedtsch. отличается крупным вздутым шапкообразным стилоподием (не сосцевидным или коническим), который по высоте равен половине плода (не в 3—4 раза короче), и основание его лишь немного у́же верхушки плода (а не равное половине его).

Распространение. Юг Красноярского края (включая Хакасию), Тува, Средняя Азия (хр. Терскей-Алатау).

ЛИТЕРАТУРА

Егорова Т. В. Род Болотница, ситняг — *Eleocharis* R. Br. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 107—118. — *Егорова Т. В.* Система и конспект рода *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1981, т. 18, с. 95—124. — *Малышев Л. И.* Род *Eleocharis* R. Br. — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 146—148. — *Михалева В. М.* Род *Heleocharis* R. Br. — В кн.: Определитель высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974, с. 104—105. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 555 с. — *Сергиевская Л. П.* *Polypodiaceae—Chenopodiaceae.* В кн.: *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Т. 12, ч. 1. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1961, с. 3071—3255. — *Сергиевская Л. П.* Флора Забайкалья. Вып. 3. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1972. 140 с. — *Соболевская К. А.* Водолюб. — *Heleocharis* R. Br. — В кн.: Флора Красноярского края. Вып. 3. Новосибирск: Наука, 1965, с. 17—20. — *Соболевская К. А.* Род *Eleocharis* R. Br. — В кн.: Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1984, с. 278. — *Цинзерлинг Ю. Д.* *Heleocharis* R. Br. — Ситняг. — В кн.: Флора юго-востока европейской части СССР: Тр. Гл. бот. сада, 1929, т. 40, вып. 3, с. 273—280. — *Цинзерлинг Ю. Д.* — Род Болотница — *Heleocharis* R. Br. — В кн.: Флора СССР. Т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 63—90, 580—589. — *Strandhede S. O.* Morphologic variation and taxonomy in european *Eleocharis* subser. *Palustres.* — Opera Bot. (Lund), 1966, vol. 10, N 2, p. 126—127.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 17 III 1985.

УДК 005.576.16 (—925.11/.16)

Бот. журн., т. 71, № 10

В. В. Зуев

НОВЫЙ ВИД РОДА *CIMINALIS* (*GENTIANACEAE*) ИЗ СИБИРИ

V. V. ZUEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CIMINALIS* (*GENTIANACEAE*) FROM SIBERIA

Описан новый вид рода *Ciminalis*.

Изучая гербарный материал по *Ciminalis leucomelaena* (Maxim.) Zuev (Зуев, 1985) в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Московского государственного университета (MW), Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS), мы выяснили, что бóльшая часть растений из Сибири относится к новому для науки виду. Типичная *C. leucomelaena*, описанная из Северного Китая, распространена в Монголии и Северном Китае, а в Сибири встречается только в нескольких местонахождениях на юго-восточном Алтае и в Туве (рис. 1).

Ciminalis variegata Zuev sp. nov. — *Gentiana leucomelaena* Maxim. var. *alba* Kusn., 1984, Подрод *Eugentiana* : 235. — *G. leucomelaena* auct. non Maxim.: Гроссгейм, 1952, Флора СССР, 18: 578, p. p.; Иванова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 2 : 714; Красноборов, 1979, Опред. раст. юга Красноярского края: 349; Шауло, 1984, Опред. раст. Тувинской АССР: 182, p. p. — Planta annua, griseolo-viridis, 3—6 cm, fructificatione ad 7—9 cm alt. Caules basi ramosi, ramulis sursum vergentibus, rare explanatis. Folia radicalia spathulata, post anthesin emorientia. Folia caulina ovalia, a caule reclinata, 3—5 mm lg. Flores clavati, minuti, 5—7 mm lg. Calyx campanulatus, 3—5 mm lg. Corolla alba, lobis extra cum fascia plumbea, rare viridi; plicae corollae bidentatae. Capsula ovalis, ca 3 mm lg., 2—2.5 mm lt., longe stipitata, stipite corollae aequilongo.

Typus: RSSA Tuvinica, distr. Baj-Tajginensis, in viciniis pag. Teeli, in prato junceo-variiherboso in caraganeto, 9 VIII 1976, N 743, S. Timokhina, T. Poljakova (NS, isotypus — LE).

Affinitas. A *C. aquatica* (L.) Zuev capsulae stipite brevi 5—7 (non 12—20) mm lg., corolla alba fasciis plumbeis praedita 5—7 mm lg. (non caerulea, 10—13 mm lg.), foliis obtusis ovalibus a caule reclinatis (non acutis lanceolatis ad caulem arcte appressis) differt. A *C. leucomelaena* (Maxim.) Zuev capsula ovali ca 3 mm

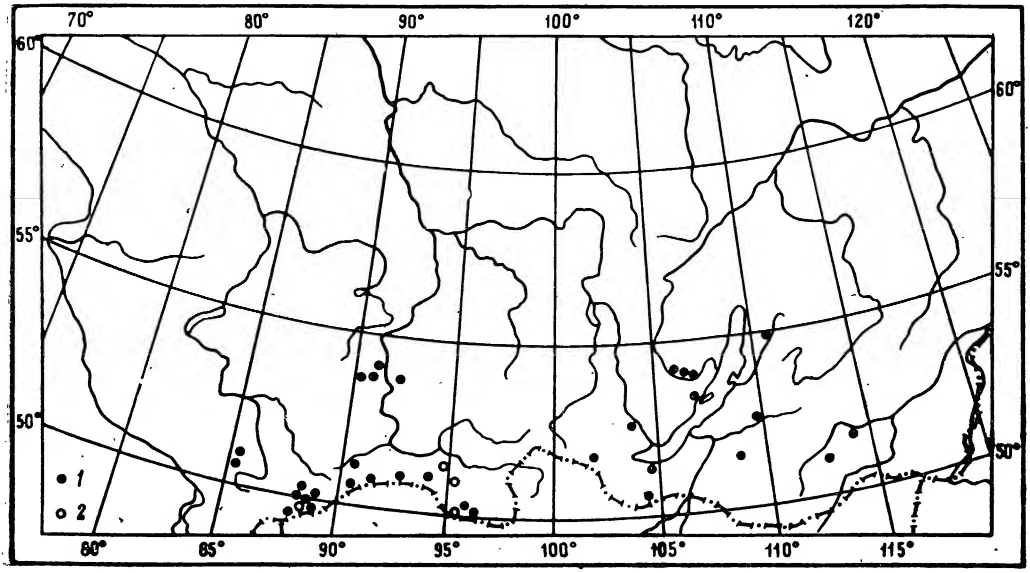


Рис. 1. Распространение *Ciminalis variegata* (*1*) и *C. leucomelaena* (*2*) в Сибири.

lg. (non cylindrica 10—13 mm lg.), floribus 5—7 (non 8—15) mm lg., corollae plica bidentata differt.

Однолетнее серовато-зеленое растение 3—6 см, во время плодоношения до 7—9 см выс. Стебли ветвистые от основания, веточки вверх направленные, реже распластанные. Прикорневые листья лопатчатые, отмирающие к концу цветения. Стеблевые листья овальные, отклоненные от стебля, 3—5 мм дл. Цветки булавовидные, очень мелкие, 5—7 мм дл. Чашечка колокольчатая, 3—5 мм дл. Венчик белый, снаружи по лопастям со свинцово-серой, реже зеленой полосой; складки венчика двузубчатые. Коробочка овальная, около 3 мм дл., 2—2.5 мм шир., на ножке, равной по длине венчику (рис. 2).

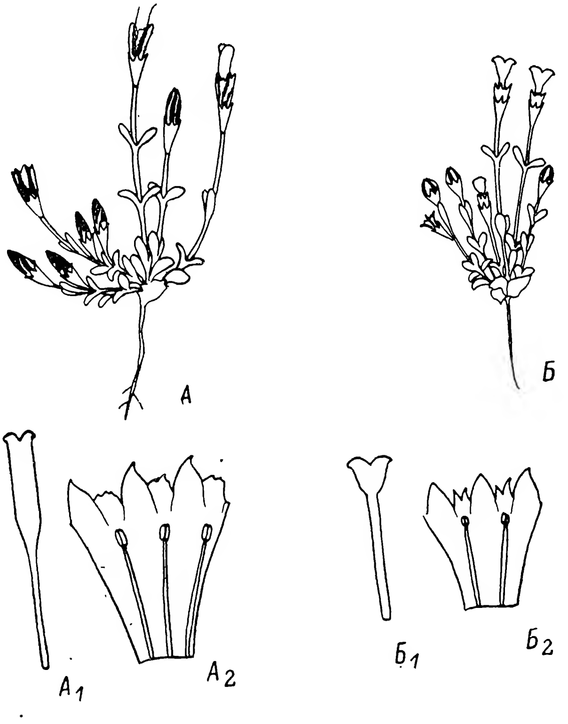


Рис. 2. Внешний вид *C. leucomelaena* (*А*) и *C. variegata* (*Б*).

A_1, $Б_1$ — коробочка; A_2, $Б_2$ — строение венчика.

Тип: Тувинская АССР, Бай-Тайгинский р-н, в окрестностях с. Тээли, на ситниково-разнотравном лугу в зарослях караганы, 9 VIII 1976, № 743, С. Тимохина, Т. Полякова (NS, изотип — LE).

Родство. От *C. aquatica* (L.) Zuev отличается короткой ножкой коробочки 5—7 (а не 12—20) мм дл., белым со свинцово-серыми полосами венчиком 5—7 мм дл. (а не голубым, 10—13 мм дл.), тупыми овальными отклоненными от стебля (а не острыми ланцетными плотно прижатыми к стеблю) листьями. От *C. leucomelaena* (Maxim.) Zuev отличается овальной коробочкой около 3 мм дл. (а не цилиндрической, 10—13 мм дл.), цветками 5—7 (а не 8—15) мм дл., двузубчатой складкой венчика (рис. 2).

Распространение. Южная Сибирь (см. рис. 1), Монголия и Северо-Восточный Казахстан.

Вид занимает промежуточное положение между *C. aquatica* и *C. leucomelaena*. По строению завязи, коробочки и форме стебля он близок к *C. aquatica*, а по строению листьев и окраске венчика — к *C. leucomelaena*. Внешнее сходство *C. variegata* и *C. leucomelaena*, очевидно, связано с одинаковыми условиями произрастания. На Алтае (р. Уландрык Кош-Агачского р-на) автор встретил оба вида, произрастающих вместе на солонцеватом лугу. *C. leucomelaena* цвела и начинала плодоносить, в то время как *C. variegata* уже заканчивала плодоношение. Таким образом, между ними существует репродуктивная изоляция.

ЛИТЕРАТУРА

Зуев В. В. К систематике сибирских представителей рода *Gentiana* s. l. (*Gentianaceae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 7, с. 916—923.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 14 X 1985.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 502.72

А. Б. Мельникова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ СРЕДНЕГО АМУРА ВИДЫ ИЗ БОЛЬШЕХЕХЦИРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

A. B. MELNIKOVA. THE NEW AND RARE FOR THE MIDDLE AMUR SPECIES FROM THE BOLSHEKHEKHTSIRSKY STATE RESERVE

Приведены сведения о новых и редких для Северного Амура видов из Большехехцирского государственного заповедника.

При обработке флористического материала, собранного во время полевых работ 1976—1985 гг. в Большехехцирском заповеднике, на его сопредельной территории и в Вяземском р-не, отмечены 21 новых и редких для Среднего Амура видов сосудистых растений. Для 8 видов редких растений уточнены представления об их ареалах.

Selaginella shakotanensis (Franch. ex Takeda) Miyabe et Kudo. — Найден на северном склоне хр. Большой Хехцир, останец Вороньи камни, сырые места, 1 VII 1983. Приводится впервые для Среднего Амура. Указан для Приморья, Сахалина, Курил, Охотии и Восточного Амура (Ворошилов, 1982; «Сосудистые растения. . .», 1985). Только в данном пункте заповедника.

Sparganium stenophyllum Maxim. ex Meinsh. — В фазе отцветания собран у берега стоячего водоема в пойме р. Чирки близ устья р. Цыпы, 16 VII 1983. 3 особи обнаружены на берегу оз. Кривое, цв., 11 VII 1984. Впервые приводится для Среднего Амура. Указан для юга Приморья и Западного Амура (Ворошилов, 1982). Очень редкий вид.

Potamogeton mandschuriensis A. Benn. — Обнаружен в оз. Подкова в пойме р. Чирки, вег., 12 VII 1984. Указан для Приморья, Западного и Южного Амура (Ворошилов, 1982). Изредка. Определен В. Н. Ворошиловым.

Eriocaulon ussuriense Koern. ex Regel. — На отмели лево- и правобережья р. Чирки, близ ее устья (во время засушливого периода), цв., 14 VIII 1979. Только в данном пункте заповедника.

Hemerocallis lilio-asphodelus L. — На правобережье р. Чирки, разнотравно-осоково-закочкаренное болото, цв., 15 VI 1982; на мысу близ лимана р. Чирки, осоково-разнотравное болото, цв., 23 VI 1984; сырой разнотравный луг левобережья р. Чирки, цв., 29 VI 1984. Цветение — июнь—июль (1982—1985 гг.). Ранее указывался для юга Приморья и Южного Амура (с. Помпеевка Еврейской авт. обл.) (Ворошилов, 1982). В указанных пунктах довольно обычен.

Platanthera tipuloides (L. fil.) Lindl. — Найден в охранной зоне близ южной границы заповедника на мезотрофном лиственничном кустарничково-сфагновом болоте долины р. Чирки, в фазе зацветания, 10 VII 1985. Произрастает на сфагновых подушках совместно с *Pogonia japonica* Reichenb. fil., одиночно и группами. Редкий для Среднего Амура вид. Охраняется в Сибири. («Редкие и исчезающие. . .», 1980).

Neottia asiatica Ohwi. — Обнаружен на северном склоне хр. Большой Хехцир, на высоте 350 м над ур. м., в пихтово-еловом лесу на замшелых камнях, цв., 5 VI 1985. Произрастает совместно с *Carex ussuriensis* Kom. Редкое для Среднего Амура (Ворошилов, 1966, 1982).

Polygonatum desoulavyi Kom. — На мысу близ лимана р. Чирки и р. Уссури, в разреженном дубняке совместно с *Cypripedium calceolus* L., *Tulotis fuscescens*

(L.) Czer., цв., 24 VI 1983. Приводится впервые для Приамурья. Данное местонахождение является северным пределом распространения вида. Указан для юга Приморья (Ворошилов, 1982).

Sisyrinchium montanum Greene. — Собран совместно с А. М. Долгих на обочине шоссейной дороги у с. Чирки, растет группами в 3 куртинах до 80 экземпляров, в фазе цветения-плодоношения, 13 VI 1985. Указан для юга Приморья и Южного Амура (Ворошилов, 1982). Заносное. Как редкое растение (тоже заносное) охраняется в Сибири («Редкие и исчезающие. . .», 1980).

Cypripedium ventricosum Sw. (*C. macranthon* Sw. subsp. *ventricosum* (Sw.) Soó). — На мысу в дубняке под пологом *Tilia amurensis* Rupr., *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv., в фазе зацветания найдена одна куртина из 5 особей, 17 VI 1983. Внесен в «Красную книгу СССР» (1978, 1984). Только в данном пункте заповедника.

Habenaria linearifolia Maxim. — В пойме р. Чирки (приустьевая часть р. Цыпы), на разнотравном сыром лугу, цв., 7 VIII 1976. Изредка.

Pogonia japonica Reichenb. fil. — Обнаружен в заповеднике в фазе зацветания на кустарничково-сфагновом болоте на мысу близ лимана р. Чирки, 19 VI 1984; в фазе цветения-плодоношения на мезотрофном лиственничном кустарничково-сфагновом болоте в охранной зоне близ южной границы заповедника, 10 VII 1985. Произрастает группами на сфагновых подушках. Вид внесен в «Красную книгу СССР». Только в указанных пунктах.

Oreorchis patens (Lindl.) Lindl. — Растения в фазе отцветания обнаружены в 8 м от р. Инженерки, смешанный лес, склон юго-восточной экспозиции, 5 VI 1984; на пологом склоне сопки Пограничной в дубняке с *Betula davurica* Pall., *Acer mono* Maxim. и хорошим подростом *Pinus koraiensis* Sieboid et Zucc. найдено несколько особей в фазе отцветания, 6 VI 1984; там же 5 VI 1985 обнаружены цветущие особи. Вид внесен в региональную «Красную книгу» (Харкевич, Качура, 1981). Редко.

Polygonum viscoferum Makino. — В тенистых местах на гумусированной почве выходов коренных пород близ р. Пилки в фазе цветения, 16 VII 1981; на сопке у выходов коренных пород близ ручья Золотого в фазе плодоношения, 14 VIII 1981; на обочине лесной тропы в направлении к с. Невельскому, пл., 12 VIII 1981; близ пос. Корфовский, у сухой речки на обочине минерализованной полосы, 17 IX 1982. Цветки иногда поражаются головней. Вид впервые приводится для Приамурья. Ранее указывался для юга Приморья (Ворошилов, 1982).

Oenothera muricata L. — Найден в юго-восточной части заповедника близ с. Чирки в виде зарослей, протянувшихся вдоль обочины дороги, в фазе цветения-плодоношения, 17 VII 1982; на сопредельной с заповедником территории в лесопарковой зоне на микровозвышении обнаружена куртина из 7 особей в фазе зацветания, 10 VII 1984. Указан для юга Приморья и Южного Амура (Нечаев, Нечаев, 1973; Ворошилов, 1982). Заносное. Только в приведенных пунктах.

Pycnostelma paniculata (Bunge) K. Schum. — Совместно с Долгих обнаружена одна особь в охранной зоне близ юго-западной границы заповедника в 1.5 км от с. Невельского, цв., 9 VII 1985. Произрастает в травянистых зарослях на открытых местах разреженного дубняка. Д. П. Воробьев с соавторами (1966) отмечают его как довольно редкий вид в регионе.

Vincetoxicum inamoenum Maxim. — Собран на пологом склоне сопки правобережья р. Уссури близ устья р. Чирки в смешанном лиственном лесу в фазе зацветания, 18 V 1984. Впервые приводится для Среднего Амура. Указывался для юга Приморья (на север до залива Ольги) (Воробьев и др., 1966), для Приморья, Восточного Амура и Сахалина (Ворошилов, 1982).

Echium vulgare L. — Найдена одна особь близ с. Чирки у ж.-д. насыпи среди высокотравья в фазе отцветания, 23 IX 1983. Заносное.

Linaria vulgaris Mill. subsp. *vulgaris*. — Растение с железисто опушенной осью соцветия собрано в восточной части заповедника близ с. Чирки на обочине шоссейной дороги с. Чирки — р. Белая, в 6 м от ж.-д. полотна, цв., 7 VIII 1984. Впервые отмечен для Южного Амура. Ранее указывался для Приморья, Западного и Восточного Амура, Охотии, Камчатки и Сахалина (Ворошилов, 1982).

Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake. — Найдена небольшая куртина близ конторы в с. Бычиха, цв., 3 IX 1983. Приводится впервые для Среднего Амура. Ранее указывался для Южного Приморья (Ворошилов, 1982). Заносное. Цветет со второй декады июля. Вполне натурализовался в окрестностях г. Хабаровска.

Syneilesis aconitifolia (Bunge) Maxim. — Найден в охранной зоне близ южной границы заповедника, в 3 км от с. Черняево, среди разнотравья на месте вырубленного дубняка, в фазе бутонизации, 15 VII 1985. Впервые приводится для Среднего Амура. Ранее указывался для Приморья и Западного Амура (Ворошилов, 1982).

Кроме того, обнаружены новые местонахождения редких видов на территории заповедника.

Butomus umbellatus L. — На перекатах р. Чирки близ впадения р. Одыр. Образует заросли. Растение вегетировало, 12 VII 1984. Ранее отмечался только в одном пункте заповедника (Мельникова, 1979).

Platanthera extremiorientalis Nevski. — Найдена одна особь на мысу в дубняке на микровозвышении, цв., 29 VI 1984. Ранее отмечен единично в заповеднике. Указан для Приморья, Восточного Амура, Сахалина и Курил (Ворошилов, 1982).

Lilium callosum Siebold et Zucc. — Немногочисленные особи этого вида встречены в окр. с. Шереметьево Вяземского р-на Хабаровского края, близ обочины дороги в травянистых зарослях в 8 м от Цветочного (лотосового) озера, в фазе зацветания, 27 VII 1984. Очень редкий для Приамурья вид. Однажды был собран на территории Большехехцирского заповедника (Мельникова, 1979). Внесен в «Красную книгу СССР» (1984).

Epipactis papillosa Franch. et Savat. — Северная экспозиция склона сопки Пограничной, смешанный лиственный лес, изредка, бут., 6 VII 1984. Ранее отмечено одно местонахождение (Мельникова, 1979)

Gastrodia elata Blume. — Совместно с А. А. Бабуриным найдена небольшая куртина в осиннике на левобережье ручья Золотого, цв., 18 VII 1981. Ранее произрастал в охранной зоне заповедника, близ ст. Корфовской. Внесен в «Красную книгу СССР».

Monotropa uniflora L. — Северная экспозиция пологого склона сопки Пограничной правобережья р. Уссури, в фазе зацветания, 30 VI 1984; макросклон близ р. Инженерки, цв., 4 VII 1984. Растет одиночно и группами. Ранее в заповеднике собран был лишь однажды, в 1973 г.

Cichorium intybus L. — Обнаружено несколько особей на обочине шоссейной дороги близ с. Казакевичево, цв., 21 VII 1980; Долгих был найден на обочине шоссейной дороги близ с. Бычиха, цв., 26 VII 1984. Ранее был отмечен а заповеднике только в одном пункте — в окр. пос. Корфовский, в 1973 г. Заносное.

Tragopogon orientalis L. — Немногочисленные особи найдены близ ж.-д. полотна в травянистых зарослях на обочине дороги с. Чирки—р. Белая, в фазе цветения-плодоношения, 12 VI 1985. Ранее отмечался в заповеднике лишь в одном пункте, в 1970 г. (Мельникова, 1985). Встречен в окр. Хабаровска, близ автовокзала, июнь 1983. Заносное.

Номенклатура приведенных видов дана по С. К. Черепанову (1981).

Гербарные образцы хранятся в фондах Большехехцирского заповедника. Часть дубликатов передана в Гербарий Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLA), Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Главного ботанического сада АН СССР (МНА).

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 491 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесная пром-сть, 1978. 460 с. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесная пром-сть, изд. 2-е, т. 2, 1984. 480 с. — *Мельникова А. Б.*

Новые и редкие виды флоры Хехцира. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1979, вып. 113, с. 63—64. — *Мельникова А. Б.* Новые и редкие для Приамурья виды из Большехехцирского государственного заповедника. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 4, с. 541—544. — *Нечаев А. П.*, *Нечаев А. А.* К флоре нижнего Приамурья. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1973, вып. 88, с. 48—51. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985. 398 с. — *Харкевич С. С.*, *Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 232 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Большехехцирский государственный заповедник,
Хабаровский район, с. Бычиха.

Получено 1 VIII 1985.

УДК 581.9 (479.24)

Бот. журн., т. 71, № 10

Р. К. Аскерова

НОВИНКИ ФЛОРЫ АПШЕРОНА

R. K. ASKEROVA. THE RECENT FINDINGS IN THE APSHERON FLORA

Обнаружены два новых для Апшерона вида: *Oxalis corniculata* (*Oxalidaceae*) и *Erigeron bonariensis* (*Asteraceae*). Последний вид для Азербайджана приводится впервые.

Сем. *Oxalidaceae* R. Br. в пределах СССР представлено одним родом *Oxalis* L. Часть видов этого рода J. Small (1903) выделил в род *Xanthoxalis* Small, однако, как показало ближайшее знакомство с этими родами, строение листьев, цветков и плодов представителей рода *Xanthoxalis* во многом идентично их строению у видов рода *Oxalis* и нам представляется более целесообразным объединить эти роды в один род *Oxalis*.

В литературе (Агаджанов, 1955) для Азербайджана указывались два вида: *O. acetosella* L. — предположительно для северо-западной части республики, что позднее подтвердилось сборами этого вида из Закатальского р-на (Зангиев, 21 III 1962, ВАК), и *O. corniculata* L., который встречается в ряде районов Куба-Хачмасской зоны и в Ленкорани.

Однако в последние два года *O. corniculata* найден нами и на Апшероне. В первый год мы собрали этот вид на территории Ботанического сада, около бассейна, где его побеги стелются по земле между расщелинами гранитных плит. На второй год он распространился более широко в различных участках сада: в расщелинах плит, около бассейна, вдоль стен оранжерей. При этом отмечалось довольно продолжительное время вегетации этого вида: он начинал цвести уже в начале мая и до конца октября образовывал цветки и плоды.

Секция *Caenotus* Nutt. подрода *Erigeron* рода *Erigeron* L. в СССР представлена двумя адвентивными видами: *E. canadensis* L., занесенным из Северной Америки, и *E. bonariensis* L. из тропической Америки. Эта секция принимается некоторыми авторами (Cronquist, 1976) в качестве рода *Conyza* Less., название которого в Международном кодексе ботанической номенклатуры (1980 г. и издания предыдущих лет) включено в «nomina conservanda», но вопрос о правомочности рода все еще остается дискуссионным. Окончательное решение систематического статуса секции требует специальных исследований. В настоящей статье мы принимаем род *Erigeron* в объеме, принятом во «Флоре СССР» (Бочанцев, 1959).

E. canadensis широко распространен в Европе и, хотя указывается для Кавказа как обычный вид, в Азербайджане его собирали лишь в немногих районах: Закаталы, Казах, Апшерон, Сальяны, Ленкорань, Нахичевань.

На Апшеронском п-ове, и в частности в окрестностях Баку, этот вид полностью натурализовался и как сорное растение произрастает повсеместно: в садах, вдоль дорог, на городских улицах. Однако более пристальное изучение особей этого вида показало, что здесь они далеко не однородны. Наиболее характерными признаками *E. canadensis* являются покрытые длинными волосками стебли, почти голые листочки обертки, 4 (3)-зубчатые трубчатые цветки. Оказалось, что особи с указанными признаками встречаются здесь, довольно редко и зацветают поздно: лишь с середины августа. Значительно раньше, еще с начала мая, здесь же произрастают особи с иным комплексом признаков. У них стебли обычно более высокие, покрытые мягкими короткими и длинными жестковатыми волосками, наружные листочки обертки более обильно опушенные, трубчатые цветки обычно 5-зубчатые; время вегетации очень продолжительное: до декабря.

Последний комплекс признаков свойствен виду *E. bonariensis*, который на Кавказе был известен лишь с Черноморского побережья. В Гербарии Института ботаники АН АзССР последний вид не обнаружен, что свидетельствует о сравнительно недавнем проникновении его на Апшерон.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанов С. Д. Сем. *Oxalidaceae* Lindl. — Кисличные. — В кн.: Флора Азербайджана. Т. 6. Баку: Изд-во АН АзССР, 1955, с. 57—59. — *Бочанцев В. П.* Род мелколепестник — *Erigeron* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 25. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 191—288. — *Cronquist A. Conyza* Less. — In: Flora Europaea. Vol. 4. Cambridge, 1976, p. 120. — *Small J. K.* Flora of the southeastern United States. N. Y., 1903. 1370 p.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 11 XI 1985.

УДК 581.9 (471.11)

Бот. журн., т. 71, № 10

В. Г. Сергиенко

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАЙОНА МЕЗЕНИ

V. G. SERGIENKO. THE NEW AND RARE SPECIES OF THE MEZEN REGION

Сообщается о новых для района р. Мезени (Архангельская обл.) видах сосудистых растений, собранных в бассейне нижнего и среднего течения реки.

Летом 1982 г. автор с помощниками (Н. И. Науменко и Ю. Р. Росковым) продолжал обследование флоры окрестностей с. Лешуконское Лешуконского р-на и г. Мезень Мезенского р-на с целью изучения этих территорий в качестве конкретных флор (Шмидт, Сергиенко, 1984, 1985). В результате исследований собран большой флористический материал по этому интересному в ботанико-географическом отношении региону.

При обработке гербария определены новые и редкие виды высших сосудистых растений. Часть выявленных новинок, редких для флоры северо-востока европейской части СССР и новых для бассейна р. Мезени, уже опубликована нами (Сергиенко, Симачева, 1985).

Район привлекает внимание тем, что его флора богата реликтовыми видами, встречающимися на обнажениях кальцийсодержащих пород (известняках, песчанике, мергелях), которые выходят на поверхность по берегам реки в среднем течении и ее притоков — Мезенской Пижме и Вашке. Мезень является связующим звеном между Беломорско-Кулойским плато и реками Тимано-Печорского региона.

В устье р. Мезени наряду с хорошо представленными ельниками и смешанными лесами встречаются заболоченные приморские луга, тундроподобные плоскобугристые и крупнобугристые болота и редколесные зеленомошные еловые сообщества. В окрестностях с. Лешуконское распространены еловые и сосновые леса, а также выходящие на поверхность в виде обнажений скал и осыпей коренные мергелистые породы, на которых обнаружен редкий флористический комплекс, включающий реликтовые виды. Эти обнажения рекомендованы нами для охраны в качестве памятника природы (Сергиенко, 1985, 1986).

С целью сохранения генофонда флоры важно выявление не только видов, редких и изолированных от основной части ареала, которые оказались или могут оказаться под угрозой вымирания в этих местообитаниях, но и видов, найденных на границе своего ареала. Приведенные ниже растения, гербарные образцы которых хранятся в гербарии кафедры ботаники Ленинградского государственного университета (LEU), являются новыми для района исследования и находятся на границе своего распространения или вблизи ее. Все они проникли сюда с разных сторон. Исходя из этого, а также учитывая характер распространения на северо-востоке европейской части СССР новых для бассейна р. Мезени видов, мы разделили их на 4 группы.

В первую группу вошли новые для района виды, находящиеся у северной границы распространения и являющиеся южными видами для изученной территории. Как правило, это бореальные виды и в отдельных случаях бореально-неморальные, лесостепные и плюризональные.

Butomus umbellatus L. — Плюризональный вид северного полушария. Собран в зарастающей старице поймы реки возле г. Мезень, 18 VIII 1982. Ранее указывался для устья р. Вашки («Флора северо-востока. . .», 1974).

Hydrocharis morsus-ranae L. — Плюризональный водный евразиатский вид, найденный в отрыве от ареала в 2 км от г. Мезень, в старице, 21 VIII 1982.

Melica nutans L. — Евразиатский вид. Отмечался для лугов р. Вижас (южный Канин) и в среднем течении р. Мезени. Собран в разнотравно-смешанном лесу в 10 км от г. Мезень вверх по течению на правом берегу реки, 22 VIII 1982; в окрестностях с. Лешуконское, в ельнике, на берегу р. Вашки, 7 VIII 1982.

Scyrpus sylvaticus L. — Евразиатский вид. Найден в пойме р. Мезени в 5 км от города, на заболоченном понижении, 21 VIII 1982. Ближайшее местонахождение на побережье Белого моря (дер. Зимняя Золотица).

Carex loliacea L. — Редкий для флоры северо-востока европейской части вид, указанный во «Флоре северо-востока. . .» (1976) для верхнего течения рек Мезени и Вашки, в бассейне Кулоя и Печорской Пижмы. Собран на осоково-сфагновом травяном болоте на правом берегу р. Вашки, напротив с. Лешуконское, 5 VIII 1982.

C. media R. Br. — Циркумполярный вид, ранее отмечавшийся для Беломорско-Кулойского плато. Найден в сыром смешанном лесу на правом берегу р. Вашки, напротив с. Лешуконское, 5 VIII 1982.

C. pauciflora Lightf. — Циркумполярный редкий вид ключевых болот таежной области (Юрковская, 1984). Ближайшие местонахождения — на побережье Белого моря (с. Золотица) и у дер. Сафоново (р. Пеза). Впервые указывается для участка Мезени на территории Архангельской обл.: сфагново-осоковое болото в верховьях р. Товы, в 10 км от г. Мезень, 26 VIII 1982; сфагновое ключевое болотце на правом берегу р. Вашки, напротив с. Лешуконское, 5 VIII 1982; правый берег р. Мезени, в 2 км на север от дер. Смоленец (Лешуконский р-н), на верховом кустарничково-сфагново-осоковом болоте, 11 VIII 1971 (сборы Е. В. Симачевой).

Calla palustris L. — Голарктический вид, известный из ближайшего местонахождения вблизи северного предела распространения в устье р. Кулой (с. Долгощелье). Впервые приводится для участка Мезени в Архангельской обл.: старица с медленно текущей водой возле г. Мезень, 18 VIII 1982; старица у дер. Кеслома (Лешуконский р-н), на берегу р. Мезени, 13 VIII 1982.

Listera ovata (L.) R. Br. — Циркумбореальный вид, который был известен с верховьев Мезени. Наша находка дополняет его ареал: ключевое болото на берегу р. Енда, в 5 км от с. Лешуконское, вверх по р. Вашке, 7 VIII 1982.

L. cordata (L). R. Br. — Голарктический вид, редкий для бассейна р. Мезени, встречающийся в долгомошных и сфагновых ельниках. Собран на сфагновом болоте правого берега р. Вашки, напротив с. Лешуконское, 5 VIII 1982.

Goodyera repens (L.) R. Br. — Евразиатский вид, отмечаемый впервые для района Мезени на территории Архангельской обл.: сфагновое осоково-кустарничковое болото на правом берегу р. Вашки, напротив с. Лешуконское, 5 VIII 1982.

Epipactis atrorubens (Hoffm.) Schult. — Европейский вид, который встречается на северо-востоке европейской части СССР на выходах известьсодержащих пород — мелах, доломитах и мергеле (Лащенкова, Улле, 1978; Улле, 1982). Часто встречается на Беломорско-Кулойском плато. В бассейне Мезени впервые был собран А. И. Толмачевым в 1937 г. в устье р. Вашки на известняковых и мергелистых обнажениях и подтвержден сборами Симачевой в 1971 г. Неоднократно собирался нами на осыпях красноцветных мергелей возле с. Лешуконское. Северная точка распространения вида зарегистрирована нами в Мезенском р-не, возле с. Козьмогородского, 15 VIII 1982. Это местонахождение вида уточняет распространение его в изученном районе. Нередко произрастает совместно со *Scorzonera ruprechtiana* Lipsch. et Krasch.

Anemone sylvestris L. — Евразиатский лесостепной вид. Ранее отмечался на реках Вашке и Мезени выше с. Лешуконское, где зарегистрирован и нами как часто встречающееся растение. Отмечена северная популяция этого вида: Мезенский р-н, на обнажениях мергеля у с. Козьмогородского 16 VIII 1982; Лешуконский р-н, на крутом берегу у дер. Нисагоры, 10 VIII 1982.

Sedum telephium L. — Евразиатский лесостепной вид. Крайне редкое растение на северо-востоке европейской части СССР («Флора северо-востока. . .», 1976). Северные местонахождения — устья рек Северной Двины, Сояны, Печорской Пижмы. Впервые собран на пойменном лугу в окрестностях г. Мезень, 22 VIII 1982. Это местонахождение — одно из северных точек ареала в бассейне р. Мезени.

Aegopodium podagraria L. — Евросибирский бореально-неморальный вид, встречающийся на севере по опушкам елово-березовых лесов. Северная граница ареала проходит по среднему течению Пинеги, Мезени и Печоры. Изолированно встречается на побережье Белого моря (Большие Козлы). Зарегистрирован нами в пойме р. Мезени, в 5 км от города вверх по течению, 21 VIII 1982. Отмечается впервые для района Мезени в пределах Архангельской обл.

Carum carvi L. — Евразиатский вид. Обнаружен впервые в бассейне р. Мезени: на сухом лугу в пойме в окрестностях г. Мезень, 18 VIII 1982.

Gentianopsis doluchanovii (Grossh.) Tzvel. — Евросибирский вид. Крайне редкое растение на севере европейской части СССР (Мироненко, 1984; Шмидт, Симачева, 1984). Известно из немногих пунктов Архангельской обл. (устье Северной Двины, Беломорско-Кулойское плато, с. Долгощелье). Собран в устье р. Мезени в 10 км от города вниз по течению, на пойменной террасе, 23 VIII 1982.

Limosella aquatica L. — Плюризональный вид. Ранее собирался П. М. Добряковым и Л. А. Арсеньевой на песчаной косе на правом берегу р. Мезени, возле пристани Кривка, 2 VIII 1970. Наши исследования подтверждают указанное местонахождение — собран там же, 18 VIII 1982. Этот пункт является северным форпостом распространения вида в области.

Veronica scutellata L. — Евразиатский лесостепной вид. Редкое растение на окраине ареала. Найдено в старице поймы р. Мезени в 3 км от города, 22 VIII 1982. Самая северная находка в бассейне исследованной реки.

Cotoneaster melanocarpus Fisch. ex Blytt. — Евразиатский вид. Собран на высоком коренном берегу р. Мезени в окрестностях с. Лешуконское, 6 VIII 1982; возле с. Козьмогородского (Мезенский р-н), 15 VIII 1982.

К этой же группе видов с северными границами ареалов относятся редкие для северо-востока европейской части СССР и новые для бассейна Мезени виды (Сергиенко, Симачева, 1985): *Artemisia tanacetifolia* L., *Silene wolgensis* (Hornem.) Bess. ex Spreng., *Veronica spicata* L., *Polygala vulgaris* L. Три первых вида являются реликтовыми, с изолированными популяциями в бассейне Мезени в окрестностях с. Лешуконское. Ближайшие местонахождения *Veronica spicata* приурочены к Среднему Тиману (в бассейне Цильмы и Белой Кедвы), где он встречается на известняках (Лащенкова, Улле, 1978; Улле, 1982; Лавренко, 1982).

Бассейн р. Мезени расположен между Тиманом (древним очагом реликтов) и Пинегой, где произрастают своеобразные виды, приуроченные к выходам горных пород, поэтому флора бассейна р. Мезени несет в своем составе реликтовые лесостепные и южно-бореальные виды, встречающиеся на обнажениях мергелей в окрестностях с. Лешуконское и на р. Вашке.

Вторая группа находок включает арктические, аркто-альпийские и гипоарктические виды, северные для исследованного нами района. Эти виды находятся на южной границе распространения. Некоторые из них собраны в нижнем течении р. Мезени на засоленных лугах и являются галофитами.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — Циркумполярный арктический вид морских берегов и приморских лугов. Найден на берегу ручья в устье р. Вашки, в 3 км от села вниз по течению, 6 VIII 1982.

Carex subspathacea Wormsk. ex Hornem. — Циркумполярный арктический вид, приуроченный к побережьям северных морей. Ранее собирался в устье р. Мезени (Пыя) на засоленном лугу — лайде. Собран на периодически заливаемом солеными водами лугу возле пристани Кривка у г. Мезень, 26 VIII 1982.

C. bigelowii Torr. ex Schwein. subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve. — Евросибирский арктический вид тундровой зоны. В лесные районы не заходит. Отмечен на осоково-сфагновом тундроподобном болоте севернее г. Мезень, в среднем течении р. Пыи, 20 VIII 1982.

Thymus subarcticus Klok. et Shost. — Гипоарктический европейский вид. Собран на крутом берегу р. Мезени у с. Козьмогородского, 16 VIII 1982, и на мергелях в устье р. Вашки, 3 VIII 1982. Севернее вид распространен на Соловецких островах и на побережье Белого моря (дер. Койда). Местонахождения на р. Вашке являются крайними юго-восточными точками в ареале вида. Нередко встречается с эндемичным для северо-востока европейской части СССР *Th. talijevii* Klok. et Shost.

В эту же группу видов мы отнесли арктические циркумполярные виды — *Senecio congestus* (R. Br.) DC. и *Matricaria hookeri* (Sch. Bip.) Czer., собранные на приморском лугу в районе г. Мезень, а также аркто-альпийский европейский вид *Cardaminopsis petraea* (L.) Hiit. и гипоаркто-монтанный циркумполярный вид *Carex rotundata* Wahlenb., обнаруженные в окрестностях с. Лешуконское (Сергиенко, Симачева, 1985). Виды этой группы мигрировали из межледниковых рефугиумов, а некоторые из них распространились до нижнего течения р. Мезени (*Arctophila fulva*, *Carex rotundata*).

В третью группу мы отнесли западные для бассейна р. Мезени виды, которые находятся на восточной (а некоторые на северо-восточной) границе своего распространения и почти не заходят на территории, расположенные восточнее Мезени.

Stratiotes aloides L. — Евразиатский плюризональный вид, распространенный до бассейна р. Мезени и не доходящий до побережья Белого моря. Обнаружен в пойме реки на левом берегу, в старице, у дер. Кеслома, 13 VIII 1982. Это самое северное местонахождение на Мезени.

Arenaria serpyllifolia Ledeb. — Голарктический полусорный вид, встречающийся на боровых террасах, в сосняках и на суходольных лугах. Очень редкое растение («Флора северо-востока. . .», 1976). На красноцветных мергелях возле дер. Ущелье, близ устья р. Вашки, 9 VIII 1982. Встречается вместе с *Hieracium pilosella* L., местонахождения которой являются северными на р. Мезени.

Sedum acre L. — Лесостепной вид сухих песчаных почв. Впервые отмечен в бассейне р. Мезени на территории Архангельской обл.: Лешуконский р-н, разнотравный луг на берегу р. Мезени, у дер. Лындовка, 11 VIII 1982; в пойме р. Мезени, у пристани Кривка (возле г. Мезень), на песке, 22 VIII 1982.

Calluna vulgaris L. — Бореальный амфиатлантический вид, распространенный в сухих лишайниковых борах. В отличие от *Stratiotes aloides* заходит на побережье Белого моря и на южный Канин (Сергиенко, 1982). Впервые отмечен в лишайниково-сосновом бору у с. Козьмогородского, 16 VIII 1982.

Veronica officinalis L. — Бореальный европейский вид, ранее известный из среднего течения р. Мезени (дер. Кослан). Найден на злаково-разнотравном лугу в окрестностях с. Лешуконское, 5 VIII 1982. Из этого же пункта есть сборы Симачевой, 4 VIII 1971.

Лесостепные виды *Rumex maritimus* L., *Scorzonera humilis* L. также относятся к этой группе (Сергиенко, Симачева, 1985). Первый из них — исключительно редкое растение для флоры северо-востока европейской части СССР («Флора северо-востока. . .», 1976). Сюда же можно отнести и виды, широко распространенные западнее линии Мезень—Лешуконское и образующие восточную границу в бассейне р. Мезени, это — *Carex vulpina* L., *Sium latifolium* L., *Lonicera hylosteum* L., *Campanula glomerata* L., *Cirsium palustre* (L.)

Scop., *Knautia arvensis* (L.) Coult. Ранее эти виды уже отмечались в исследованном районе («Флора северо-востока. . .», 1976, 1977).

Четвертая группа представлена восточными для изученного района видами, находящимися на западной границе распространения.

Minuartia verna (L.) Hiern. — Гипоаркто-альпийский евразиатский вид. Распространен в материковых тундрах от Северного до Полярного Урала, по берегам рек, берущих начало на Урале и в бассейне Печоры (Улле, 1982). Изолированно встречается на скалистых берегах Сотки и Пинеги («Флора северо-востока. . .», 1976). Наши сборы в окрестностях с. Козьмогородского на обнажениях красноцветных пород высокого берега р. Мезени, 16 VIII 1982, дополняют распространение этого вида в бассейне реки.

К этой же группе отнесены и бореальные виды — *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Pedicularis uralensis* Vved., местонахождения которых в бассейне р. Мезени являются западными форпостами распространения их на территории северо-востока европейской части СССР (Сергиенко, Симачева, 1985), а также *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, который обычен на территории восточнее Мезени («Флора северо-востока. . .», 1976, 1977).

Таким образом, местонахождения многих видов из числа находок расположены на восточной или западной границе своего ареала в бассейне р. Мезени. Это подтверждает наше предположение, что район Мезени является определенным флористическим рубежом в расселении восточных видов с востока на запад и западных видов с запада на восток.

Из вышеперечисленных видов, собранных в бассейне р. Мезени, 12 рекомендованы для региональной охраны на территории Архангельской обл. и Коми АССР (Горчаковский, Шурова, 1982; Лащенкова, Железнова, 1982; Мироненко, 1984; Шмидт, Симачева, 1984). К ним относятся следующие виды: *Epipactis atrorubens*, *Anemone sylvestris*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Cardaminopsis petraea*, *Thymus talijevii*, *Veronica spicata*, *Sedum telephium*, *Polygala vulgaris*, *Pedicularis uralensis*, *Gentianopsis doluchanovii*, *Scorzonera humilis*, *S. ruprechtiana*. Многие из них встречаются на интересных в геоморфологическом и флористическом отношениях обнажениях пермских красноцветных мергелей, которые выходят на поверхность в бассейне р. Мезени, и рекомендованы нами для охраны (Сергиенко, 1985, 1986).

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с. — *Лавренко А. Н.* Новые флористические находки на северо-востоке европейской части СССР. — Тр. Коми фил. АН СССР, 1982, т. 56, с. 19—27. — *Лащенкова А. Н., Железнова Г. В.* Растения. — В кн.: Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1982, с. 38—109. — *Лащенкова А. Н., Улле З. Г.* К изучению флоры и растительности Среднего Тимана и их охране. — Тр. Коми фил. АН СССР, 1978, т. 39, с. 51—60. — *Мироненко О. Н.* Нуждающиеся в охране растения и фитоценозы Архангельской области. — В кн.: Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск: Мурманск. кн. изд-во, 1984, с. 64—70. — *Сергиенко В. Г.* К изучению восточных и западных кодифференциальных видов севера европейской части СССР. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1982, № 21, с. 29—38. — *Сергиенко В. Г.* Антропогенное влияние на редкие фитоценозы в бассейне реки Мезень и рекомендации для их охраны. — В кн.: Пути повышения эффективности и экологической безопасности химического ухода за лесом. Л.: ЛенНИИЛХ, 1985, с. 76—78. — *Сергиенко В. Г.* К охране флоры выходов мергелей в долине реки Мезень. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 1, с. 108—112. — *Сергиенко В. Г., Симачева Е. В.* Флористические находки в бассейне реки Мезени. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1985, № 4 (256), с. 65—68. — *Улле З. Г.* О флористическом комплексе на известняках в бассейне Белой Кедвы. — Тр. Коми фил. АН СССР, 1982, т. 56, с. 37—47. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, т. 1, 1974. 275 с.; т. 2, 1976, 316 с.; т. 3, 1976, 293 с.; т. 4, 1977. 312 с. — *Шмидт В. М., Сергиенко В. Г.* Материалы и изучению Беломорско-Мезенских конкретных флор. I. Систематический состав. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1984, № 21, с. 48—55. — *Шмидт В. М., Сергиенко В. Г.* Материалы к изучению Беломорско-Мезенских конкретных флор. II. Анализ и сравнение систематической и географической структуры. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1985, № 17, с. 43—52. — *Шмидт В. М., Симачева Е. В.* Материалы к охране флоры Архангельской области. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1984, № 9, с. 50—54. — *Юрковская Т. К.* Местонахождения некоторых растений на болотах Архангельской области. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1411—1414.

Ленинградский НИИ лесного хозяйства.

Получено 24 VII 1985.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 57.06 : 581.192 : 543.52

И. В. Штангеева, В. Д. Куликов

АККУМУЛЯЦИЯ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ НЕКОТОРЫМИ ВИДАМИ МОРСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ

I. V. SHTANGEEVA, V. D. KULIKOV. THE ACCUMULATION OF CHEMICAL ELEMENTS BY SOME SPECIES OF SEAWEEDS

У четырех видов морских водорослей-макрофитов нейтронно-активационным методом определено содержание 24 химических элементов. Описаны математические уравнения, разделяющие отдельные таксоны.

Элементный состав различных видов водорослей-макрофитов изучен сравнительно слабо. В большинстве работ приводятся сведения о накоплении водорослями одного, двух, гораздо реже нескольких элементов (Blak, Mitchel, 1952; Лавровская, 1974; Langston, 1980). Кроме того, при изучении элементного состава морских растений зачастую не указываются место и сезон сбора водорослей, а также их принадлежность к тому или иному виду (Langston, 1980; Spaargaren, Ceccaldi, 1984, и др.). Что касается элементного состава водорослей-макрофитов прибрежной зоны Баренцева моря, то имеются только данные Виноградова (Vinogradov, 1953) о содержании в них иода и брома.

Настоящая работа посвящена определению элементного состава у видов *Fucus vesiculosus* L., *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis, *Palmaria palmata* (L.) Grev., *Halosaccion ramentaceum* (L.) J. Ag., образцы которых были собраны нами на побережье Баренцева моря, а также взяты из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград).

Сбор водорослей в Баренцевом море проводили в различные сезоны 1976—1977 гг. в пяти пунктах двух губ — Дальнезеленецкой и Ярнышной. Каждый пункт подбирали с таким расчетом, чтобы он чем-то отличался от других — например, по характеру грунта, степени прибойности, величине опреснения и т. п. Чтобы устранить влияние локальных изменений и тем самым повысить объективность получаемой информации, сбор водорослей в каждом пункте проводили в разных местах, отстоящих друг от друга на десятки и даже сотни метров, после чего из собранных в каждом пункте 7—10 образцов комплектовалась средняя проба. Для анализа у водорослей одинакового возраста отбирали одни и те же участки таллома. Сырой вес отбираемых на анализ водорослей составлял в среднем 1—2 кг. После сбора талломы очищали от поверхностных загрязнений и обрастаний, ополаскивали пресной водой и затем при комнатной температуре высушивали до постоянного веса в специально отведенном для этой цели помещении. Контрольное взвешивание в течение нескольких дней после сбора показало, что водоросли достигают своего постоянного веса уже на 3—4 сут. Всего было отобрано для изучения 18 образцов красных и 16 образцов бурых водорослей. Кроме этого, из гербария БИНа были отобраны 34 образца тех же видов водорослей, собранных в различных морях земного шара в основном в прошлом веке. Особо подчеркнем, что водоросли анализировали без какой-либо предварительной обработки. Это значительно снизило вероятность загрязнения проб и, кроме того, позволило нам в дальнейшем делать выводы о межэлементных связях, типичных для самих растений, а не только для их минеральной составляющей.

Для изучения элементного состава водорослей был применен нейтронно-активационный анализ (НАА). Этот метод достаточно широко используется сейчас для определения элементного состава водорослей (Иваненко и др., 1978; Ваганов и др., 1978; Штангеева и др., 1980). НАА позволяет с высокой точностью и чувствительностью определять в пробах сложного состава до 30 химических элементов одновременно.

Образцы водорослей вместе со стандартными образцами, в которых установлены точные содержания химических элементов, облучали в течение 50 ч потоком тепловых нейтронов мощностью $\sim 1 \cdot 10^{14}$ нейтр$\cdot$см$^{-2}\cdot$с$^{-1}$. Наведенную активность облученных проб регистрировали с помощью германий-литиевого полупроводникового детектора объемом 35 см^3 (разрешение для энергии 1332.5 кэВ составляло 2.5 кэВ) и 4096-канального анализатора NS-720 (США). Погрешность при определении содержания не превышала 1—3 %. Данная методика позволила обнаружить в образцах морских водорослей 24 химических элемента, что дало нам возможность получить информацию о 1632 элементосодержаниях.

Результаты НАА водорослей-макрофитов приведены в таблице. Как можно видеть, опубликованных данных по элементному составу выбранных нами видов водорослей мало. Для многих элементов имеются лишь единичные определения, кроме того, по содержаниям элементов наблюдается широкий разброс, который обусловлен, по-видимому, несовершенством применявшихся методик измерений и некоторыми другими причинами. Полученные нами результаты в большинстве случаев согласуются с имеющимися в литературе. Следует подчеркнуть, что в настоящее время НАА благодаря своим высоким аналитическим параметрам является арбитражным методом, что позволит уверенно использовать полученные данные в дальнейших исследованиях. В частности, наши результаты свидетельствуют о достаточно сильных различиях в концентрации некоторых элементов разными видами водорослей. Расчет статистически значимых (доверительная вероятность $\beta=0.99$) различий содержания элементов показал, что

Средние показатели содержания химических элементов
в различных видах водорослей из разных морских бассейнов (мкг/г сух. вещества)

Элемент	Бурые водоросли				Красные водоросли			
	Fucus vesiculosus		*Ascophyllum nodosum*		*Palmaria palmata*		*Halosaccion ramentaceum*	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Na (%)	0.83	3.2—3.38	1.19	3—4	0.38	0.5—2.5	0.93	1.63
Sc	0.18	—	0.13	—	0.17	—	0.21	—
Cr	6.25	0.35—1.8	6.28	0.5—1.9	9.46	—	10.6	—
Fe	289	36—6000	189	600—3000	395	252	567	—
Co	1.15	0.21—2.0	0.6	0.17—2.2	0.4	0.13	0.93	0.47
Zn	108	4—260	100	29—200	159	41	216	87
As	49.6	58—160	107	38—45	42.1	10	52.1	8
Se	0.67	0.14—7.4	0.33	—	0.4	—	0.43	
Br	94	100—920	252	170	215	110	202	188
Rb	15.7	1.4	16	1.2—80	63.5	1.9	44.4	—
Sr	1270	100—730	1040	70—2600	63	2	90	—
Zr	41.3	—	25.6	—	19.6	—	27.1	—
Ag	0.02	0.05—0.5	0.03	0.03—0.3	0.05	—	0.03	—
Sb	0.01	0.14	0.02	—	0.2	—	0.07	—
Cs	0.2	0.64	0.1	—	0.52	—	0.42	—
Ba	36.8	5.1—44	53	4.5—50	56.1	—	38.9	—
La	0.52	—	0.49	—	0.71	—	0.75	—
Nd	1.03	—	1.26	—	1.75	—	1.73	—
Yb	0.11	—	0.05	—	0.07	—	0.06	—
Hf	0.2	—	0.08	—	0.12	—	0.16	—
Au	0.07	—	0.07	—	0.35	—	0.17	—
Hg	0.26	0.32	0.27	—	0.4	—	0.29	—
Th	0.1	0.002	0.07	—	0.09	—	0.24	—
U	1.38	—	0.83	—	1.15	—	0.84	—

Примечание. 1 — полученные нами результаты; 2 — данные других авторов (Виноградов, 1932, 1935, 1944; Vinogradov, 1953; Blak, Mitchel, 1952; Lulic, Riley, 1958; Young, Langille, 1958; Mauchline, Templeton, 1966; Preston e. a., 1972; Bryan, Hummerstone, 1973; Sandholm e. a., 1973; Лавровская, 1974; Culkin, Strohal, 1974; Langston, 1980).

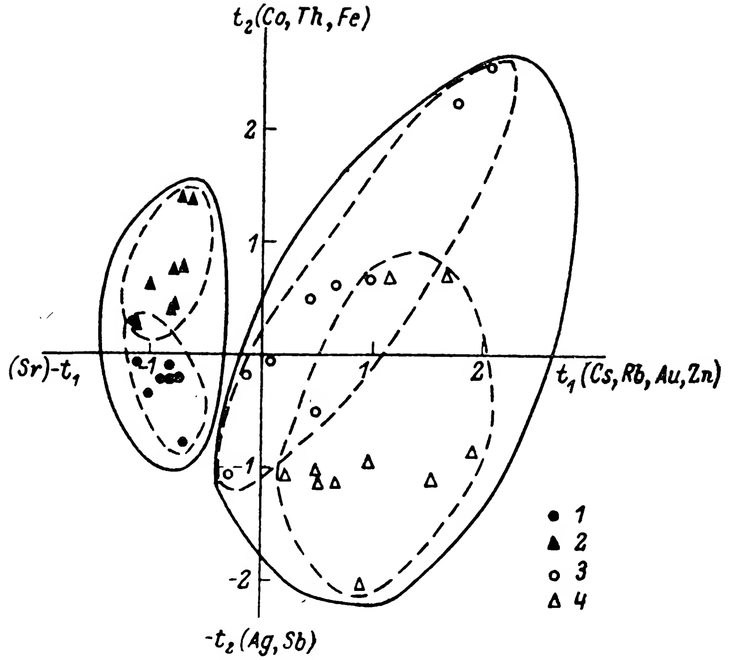


Рис. 1. Разделение по элементному составу 34 образцов водорослей Баренцева моря (результаты факторного анализа данных по содержанию 24 элементов).

Здесь и на рис. 2: t_1 и t_2 — первые главные компоненты (факторы), *1* — *Fucus vesiculosus*, *2* — *Ascophyllum nodosum*, *3* — *Palmaria palmata*, *4* — *Halosaccion ramentaceum*.

Ascophyllum nodosum отличается от *Fucus vesiculosus* по концентрации следующих элементов: Sc, Yb, Se, Hf, Cs, Fe, Zr, Th, а представители красных водорослей *Palmaria palmata* и *Halosaccion ramentaceum* — по концентрациям Na, Sb, Ba и Au. Разница в аккумуляции химических элементов между группами бурых и красных водорослей еще более существенна. Статистически значимые (β=0.999) различия между ними наблюдаются по девяти элементам — Sr, Cr, Fe, Zn, Rb, Sb, Cs, Au, Hg.

Изучение способности живых организмов накапливать одинаковые химические элементы в разных экологических условиях очень важно для океанографии, поскольку обусловливает возможность экстраполяции данных, полученных в одних морских акваториях, на другие. Г. Г. Поликарпов (1970) отмечал, что родственные виды гидробионтов из морей, различающихся между собой по солености воды в 2 раза, обладают сходной способностью накапливать соответствующие радионуклиды из окружающей среды. Проведенное нами исследование показало, что для рассматриваемых видов концентрация ряда элементов сохраняется относительно постоянной в течение многих лет, причем это характерно для водорослей, обитающих в различных экологических условиях. Например, среднее содержание скандия в образцах *Ascophyllum nodosum*, собранных более 100 лет назад в морях земного шара, оказалось равным 0.12 мкг/г сухого вещества водорослей, а у *A. nodosum* из Баренцева моря, собранного в 1976 г., — 0.13 мкг/г; для рубидия были получены значения соответственно 15.6 и 16.0 мкг/г сухого вещества. Вместе с тем оказалось, что у всех видов водорослей Баренцева моря по сравнению с образцами водорослей из гербария БИНа существенно больше цинка; наблюдались различия и по некоторым другим элементам. По-видимому, это свидетельствует о тех изменениях, которые произошли в морской среде за последнее столетие.

У изученных нами образцов было определено содержание свыше 20 элементов-признаков. В биологических исследованиях при анализе такого большого количества информации значительную помощь могут оказать методы многомерной статистики (Урбах, 1975). В нашей работе для обработки полученных результатов были выбраны методы факторного и дискриминантного анализов.

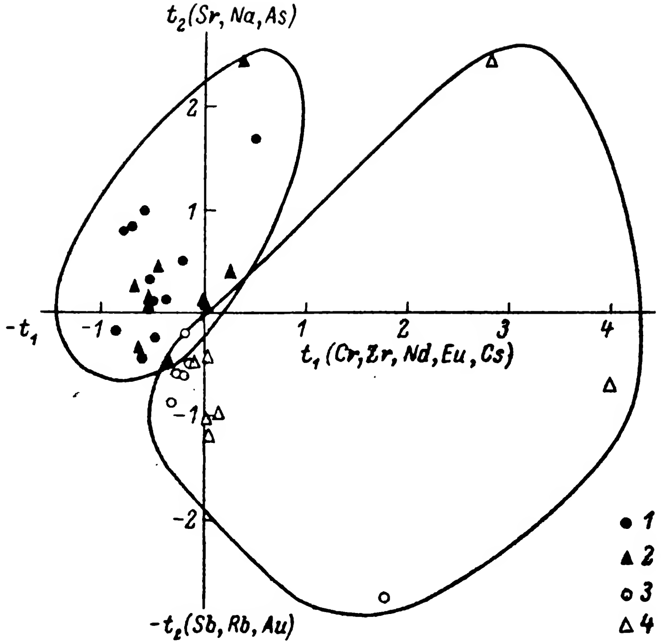


Рис. 2. Разделение по элементному составу 68 исследованных образцов водорослей.

Рис. 1 иллюстрирует результаты, полученные в ходе обработки исходного содержания химических элементов в образцах водорослей Баренцева моря методом главных компонент. Как видно, по первому фактору наблюдается полное разделение водорослей на две группы. При этом наибольшую факторную нагрузку, как и следовало ожидать, несут элементы, по содержанию которых бурые и красные водоросли различаются наиболее сильно. Аналогичные данные получились и в результате обработки методом главных компонент всего множества исследованных нами образцов водорослей (рис. 2). Ведущая роль при разделении образцов принадлежит стронцию.

Графическая интерпретация метода главных компонент предопределила возможность построения линейной дискриминантной функции для разделения объектов в многомерном пространстве, которая явилась бы критерием при отнесении того или иного объекта, характеризующегося комплексом признаков (содержаниями химических элементов), к определенному хемотаксономическому уровню.

Обработка данных методом дискриминантного анализа позволила определить уравнение линии, разделяющей группы красных и бурых водорослей,

$$f = -3.3 - 0.7C_{\rm Au} + 0.03C_{\rm Ba} - 0.3C_{\rm Br} - 0.4C_{\rm Cr} + 1.9C_{\rm Sr} + \\ + 0.3C_{\rm Ag} - 1.4C_{\rm Cs} - 2.1C_{\rm Zn} - 0.15_{\rm Sb}.$$

Для красных водорослей $f < 0$, для бурых $f > 0$.

Дискриминантный анализ применялся также для определения уравнений линий, разделяющих разные виды водорослей. Так, в случае разделения красных водорослей *Palmaria palmata* и *Halosaccion ramentaceum* дискриминантная функция имела следующий вид

$$f = 16.9 - 0.5C_{\rm Hg} - 2.8C_{\rm Au} - 0.07C_{\rm Ba} + 0.3C_{\rm As} + 0.3C_{\rm Br} + 0.01C_{\rm La} + 0.7C_{\rm Se} + \\ + 0.9C_{\rm Th} + 1.4C_{\rm Cr} - 0.2C_{\rm Hf} + 1.1C_{\rm Sr} - 0.4C_{\rm Ag} - 1.5C_{\rm Cs} + 3.5C_{\rm Sc} - \\ - 0.6C_{\rm Fe} - 0.2C_{\rm Co} - 0.07C_{\rm Zn} - 0.2C_{\rm Sb} - 1.9C_{\rm Rb}.$$

Для водорослей, принадлежащих к виду *Palmaria palmata*, $f > 0$, для вида *Halosaccion ramentaceum* $f < 0$. Дискриминантная функция, разделяющая бурые водоросли *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus*, оказалась равной

$$f = 6.4 + 0.5C_{\mathrm{Hg}} + 0.2C_{\mathrm{Au}} + 0.07C_{\mathrm{Ba}} + 0.3C_{\mathrm{As}} + 0.3C_{\mathrm{Br}} + 0.01C_{\mathrm{La}} - 0.5C_{\mathrm{Se}} - 0.1C_{\mathrm{Th}} + 0.01C_{\mathrm{Cr}} - 0.09C_{\mathrm{Hf}} - 0.7C_{\mathrm{Sr}} + 0.4C_{\mathrm{Ag}} - 3.3C_{\mathrm{Cs}} + 3.1C_{\mathrm{Sc}} - 0.3C_{\mathrm{Fe}} - 0.4C_{\mathrm{Co}} - 1.2C_{\mathrm{Zn}} + 0.3C_{\mathrm{Sb}} + 1.7C_{\mathrm{Rb}}.$$

Для вида *Ascophyllum nodosum* $f > 0$, для вида *Fucus vesiculosus* $f < 0$.

Таким образом, по содержанию химических элементов в том или ином образце на основании приведенных уравнений можно идентифицировать неизвестные образцы водорослей. Используя данные по элементному составу контрольных образцов водорослей из Баренцева моря, мы смогли, подставляя в полученные уравнения содержания элементов в этих образцах, отнести их к конкретному виду.

На основе изучения элементного состава четырех видов водорослей показано, с одной стороны, относительное постоянство содержания ряда химических элементов у каждого из них, а с другой, — выявлены различия в накоплении некоторых элементов разными видами. Статистическая обработка результатов измерений позволила вывести математические уравнения, согласно которым можно разделять виды разных родов и отделов по их количественному элементному составу.

ЛИТЕРАТУРА

Ваганов П. А., *Куликов В. Д.*, *Штангеева И. В.* Биогеохимические характеристики водорослей Баренцева моря (по результатам нейтронно-активационного анализа). — Геохимия, 1978, № 11, с. 1740—1745. — *Виноградов А. П.* Геохимия живого вещества. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 67 с. — *Виноградов А. П.* Химический элементарный состав организмов моря. — Тр. Биогеохим. лаб., 1935, с. 63—278. — *Виноградов А. П.* Химический элементарный состав организмов моря. Ч. 3. — Тр. Биогеохим. лаб., 1944, с. 5—273. — *Иваненко В. В.*, *Григорьев А. И.*, *Железнов В. В.* Анализ U, Au, Br, I и других элементов методами нейтронной активации в объектах морской среды. — В кн.: Неорганические ресурсы моря. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 65—72. — *Лавровская Н. Ф.* Промысел и современные методы выращивания водорослей макрофитов. Обзорная информация, сер. 1. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 96 с. — *Поликарпов Г. Г.* Морская радиоэкология. Киев: Наук. думка, 1970, 118 с. — *Урбах В. Ю.* Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М.: Медицина, 1975. 254 с. — *Штангеева И. В.*, *Ваганов П. А.*, *Мейер В. А.* Исследование методом инструментального нейтронно-активационного анализа накопления химических элементов водорослями. — В кн.: Ядерно-физические методы анализа в контроле окружающей среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, с. 175—179. — *Blak W. A. P.*, *Mitchell R. L.* Trace elements in the common brown algae and sea water. — J. Mar. Biol. As. U. K., 1952, vol. 30, N 3, p. 575—584. — *Bryan G. W.*, *Hummerstone L. G.* Brown seaweed as an indicator of heavy metals in estuaries in south-west England. — J. Mar. Biol. As. U. K., 1973, vol. 53, p. 705—720. — *Culkin S.*, *Strohal P.* The application of neutron activation analysis in studing the marine organisms pollution. — Rev. Int. Ocean. Med., 1974, vol. 33, p. 119—123. — *Langston W. J.* Arsenic in U. K. estuarine sediments and its availability to bentic organisms. — J. Mar. Biol. As. U. K., 1980, vol. 60, p. 869—881. — *Lulic S.*, *Riley G. P.* The occurence of gallium in marine organisms. — J. Mar. Biol. As. U. K., 1958, vol. 37, p. 607—615. — *Mauchline J.*, *Templeton W. L.* Strontium, calcium and barium in marine organisms from the Irish sea. — J. du conseil, 1966, vol. 30, N 2, p. 161—170. — *Preston A.*, *Jefferies D. F.*, *Duton J. W. R.* British isles coastal waters: the concentration of selected heavy metals in sea water, suspended matter and biological indicators. — Environ. Pollut., 1972, vol. 3, p. 69—82. — *Sandholm M.*, *Oksanen H. E.*, *Pesonen L.* Uptake of selenium by aquatic organisms. — Limnol. and Ocean, 1973, vol. 18, N 3, p. 496—499. — *Spaargaren D. H.*, *Ceccaldi H. J.* Some relations between the elementary chemical composition of marine organisms and that of sea water. — Oceanologica Acta, 1984, vol. 7, N 1, p. 63—76. — *Vinogradov A. P.* The elementary chemical composition of marine organisms. New Haven, 1953. 1647 p. — *Young E. G.*, *Langille W. M.* The occurence of inorganic elements in marine algae of the Atlantic provinces of Canada. — Can. J. Bot., 1958, vol. 36, № 3, p. 301—310.

Ленинградский государственный университет.

Получено 22 VII 1983,
повторно 21 VII 1985.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582 (571.6)

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *ASTERACEAE, IRIDACEAE, POACEAE, PRIMULACEAE, VIOLACEAE* С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME REPRESENTATIVES OF THE *ASTERACEAE, IRIDACEAE, POACEAE, PRIMULACEAE, VIOLACEAE* FAMILIES FROM THE FAR EAST OF THE USSR

Asteraceae

Artemisia argyi Lévl. et Vaniot, 2n=36. Приморский край, Октябрьский р-н, окраина с. Фадеевки, Н. Пробатова, 1984 г., № 6534, VLA.[1]

A. capillaris Thunb., 2n=18. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Заречного, сопка Сенькина Шапка, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1984 г., № 6476.

Aster holophyllus Hemsl., 2n=18. Приморский край, Хорольский р-н, окр. пос. Хороль, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1984 г., № 6483.

Cirsium coryletorum Kom., 2n=34. Приморский край, зал. Петра Великого, о. Большой Пелис, В. Селедец, 1984 г., № 6531.

C. vlassovianum Fisch., 2n=28. Приморский край, зал. Петра Великого, о. Путятина, дорога к оз. Бразениевому, на склоне, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6157. 2n=34. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Тавричанка, близ устья р. Раздольной, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1984 г., № 6480.

C. vulgare (Savi) Ten., 2n=68. Сахалин, окраина г. Южно-Сахалинска, пустыри близ территории Ботанического сада, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6316.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen., 2n=36. Хабаровский край, г. Хабаровск, близ железной дороги, В. Небайкин, 1982 г., № 6267.

Hieracium umbellatum L., 2n=27. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Кипарисова, Н. Пробатова, 1982 г., № 6096.

Ixeridium gramineum (Fisch.) Tzvel., 2n=30. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, берег г. Раздольной, Н. Пробатова, 1984 г., № 6379.

Lactuca sibirica (L.) Maxim. (*Mulgedium sibiricum* (L.) Less.), 2n=18. Приморский край, окр. Владивостока, п-ов Муравьева-Амурского в районе ж.-д. платформы Спутник, Н. Пробатова, А. Соколовская, 1981 г., № 5983.

Saussurea amurensis Turcz., 2n=26. Амурская обл., Селемджинский р-н, правый берег р. Большой Басманки у пос. Норск, Н. Пробатова, 1976 г., № 4435. 2n=52. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, Н. Пробатова, 1981 г., № 6005.

S. kolesnikovii A. Khokhr. et Worosch., 2n=26. Приморский край, Дальнегорский р-н, пос. Дальнегорск, Датолитовая сопка, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6466.

Xanthium ripicola Holub, 2n=36. Приморский край, окраина г. Уссурийска, в районе 5-го км, долина р. Раковки, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1979 г., № 6033.[2]

---

[1] Гербарные образцы исследованных растений хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР (Владивосток), за исключением особо оговоренных случаев.

[2] Это растение нами ранее было ошибочно отнесено к *X. californicum* Greene (Пробатова, Соколовская, 1984).

Iridaceae

Iris humilis Georgi (*I. flavissima* Pall.), **2n=24.** Приморский край, Октябрьский р-н, окр. пос. Заречное, у вершины сопки Сенькина Шапка, Н. Павлова, 1985 г., № 6543.[3]

I. oxypetala Bunge, **2n=36—40.** Приморский край, Хасанский р-н, северный берег бухты Экспедиции, А. Соколовская, 1962 г., № 276, LECB.[4]

I. pseudacorus L., **2n=34.** Сахалин, Анивский р-н, 4 км от пос. Анива, А. Соколовская, 1957 г., № 240, LECB.

I. uniflora Pall. ex Link, **2n=16.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окраина пос. Дальнегорска, Н. Пробатова, 1984 г., № 6517.

Poaceae

Beckmannia hirsutiflora (Roshev.) Probat., **2n=14.** Хабаровский край, Ульчский р-н, берег Амура против с. Нижняя Гавань, Н. Пробатова, А. Соколовская, 1981 г., № 5944.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth, **2n=56.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6408.

Moliniopsis japonica (Hack.) Hayata, **2n=36.** Курильские острова, о. Кунашир, окр. пос. Южно-Курильска, Н. Цвелев, 1984 г., № 6449, LE.

Paspalum scorbiculatum L., **2n=40.** Приморский край, окр. г. Уссурийска, Т. Буч, 1984 г., № 6447.

Setaria pycnocoma (Steud.) Henr. ex Nakai, **2n=18.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Н. Пробатова, 1984 г., № 6530.

Primulaceae

Androsace capitata Willd. ex Roem. et Schult., **2n=20.** Камчатка, Авачинский вулкан, горная тундра на высоте около 900 м над ур. м., Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6066.

A. filiformis Retz., **2n=20.** Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, берег озера в окр. пос. Приамурского, Н. Пробатова, 1976 г., № 4476.

Cortusa discolor Worosch. et Gorovoi, **2n=24.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окраина пос. Дальнегорска, Датолитовая сопка, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6553.

Glaux maritima L., **2n=30.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, близ устья р. Рудной, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6389.

Lysimachia barystachys Bunge, **2n=24.** Приморский край, Хорольский р-н, окр. с. Ново-Бельмановка, Н. Пробатова, 1980 г., № 5785.

L. davurica Ledeb., **2n=42.** Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежного в 5—6 км от ж.-д. ст. Кипарисово, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6046.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb., **2n=40.** Приморский край, Дальнегорский р-н, пос. Рудная Пристань, берег озера, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6387. **2n=40—42.** Приморский край, окр. Владивостока, п-ов Муравьева-Амурского близ ж.-д. платформы Спутник, пойма р. Богатой, Н. Пробатова, А. Соколовская, 1981 г., № 5986.

Primula sachalinensis Nakai, **2n=36.** Сахалин, Макаровский р-н, окр. ж.-д. ст. Пугачево, грязевой вулкан Магунтан, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6177.

Trientalis arctica Fisch. ex Hook., **2n$\approx$130.** Камчатская обл. Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окр. пос. Тиличики, берег зал. Корфа, А. Соколовская, 1965 г., № 35, LECB.

---

[3] Виды ириса определены Н. С. Павловой.

[4] В более ранней работе (Соколовская, 1966) это растение было отнесено к *I. ensata* var. *chinensis*.

T. europaea L., **2n ⩾ 110**. Сахалин, окр. г. Оха, А. Соколовская, 1957 г., № 282, LECB.

Violaceae

Viola alisoviana Kiss,[5] **2n=48**. Приморский край, г. Владивосток, Академгородок, у лесной дороги, Т. Безделева, 1984 г., № 6368.

V. amurica W. Beck., **2n=24**. Приморский край, зал. Петра Великого, о. Путятина, берег оз. Бразениевого, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6139.

V. avatschensis W. Beck. et Hult., **2n≈40**. Камчатка, Авачинский вулкан, горная тундра на высоте около 900 м над ур. м., Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6060.

V. brachysepala Maxim., **2n=20**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского близ ж.-д. ст. Океанская у Владивостока, лес Ботанического сада ДВНЦ, Т. Безделева, 1984 г., № 6373.

V. dissecta Ledeb., **2n=48**. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Заречного, сопка Сенькина Шапка, Н. Павлова,1985 г., № 6546.

V. epipsiloides A. et D. Löve (*V. repens* Turcz. ex Trautv. et Mey.), **2n=24**. Камчатка, Елизовский р-н, окр. пос. Начики, берег р. Плотниковой, А. Соколовская, 1959 г., № 40, LECB.

V. extremiorientalis Worosch. et N. S. Pavlova, **2n=24**. Приморский край, Хасанский р-н, 10 км к северо-западу от с. Овчинникова, верховье р. Барабашевки, вершина сопки — 511 м, Р. Коркишко, 1984 г., № 6375.

V. hirtipes S. Moore, **2n=24**. Приморский край, Хасанский р-н, дорога из заповедника «Кедровая Падь» на пристань Перевозную, Р. Коркишко, 1982 г., № 6041.

V. langsdorfii Fisch. ex Ging., **2n≈72**. Сахалин, окр. г. Анива, близ с. Песчанского, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6218.

V. patrinii Ging., **2n=20**. Хабаровский край, Ульчский р-н, окр. с. Солонцы, у пересохшей протоки, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1978 г., № 5064. **2n=24**. Хабаровский край, Ульчский р-н, окраина с. Мариинское, берег оз. Новицкого, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1978 г., № 5035. **2n≈48**. Приморский край, Хасанский р-н, дорога из заповедника «Кедровая Падь» на пристань Перевозную, р. Коркишко, 1982 г., № 6042.

V. primorskajensis (W. Beck.) Worosch., **2n=24**. Приморский край, окр. Владивостока, берег Уссурийского залива, бухта Шамора, А. Соколовская, 1962 г., № 143, LECB.[6]

V. raddeana Regel, **2n=24**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Раздольного, за развилкой дорог на Нежино-Занадворовку, у старицы р. Раздольной, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1984 г., № 6457.

V. ursina Kom., **2n≈64**. Камчатка, Елизовский р-н, окр. пос. Начики, гора Начикинское Зеркальце, А. Соколовская, 1959 г., № 100, LECB.

ЛИТЕРАТУРА

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом видов семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Orchidaceae*, *Ranunculaceae*, *Vitaceae* с Дальнего Востока СССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 11, с. 1566—1568. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. — Вестн. ЛГУ, 1966, сер, биол., вып. 1, № 3, с. 92—106.

Ленинградский государственный университет,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 27 I 1986.

---

[5] Видовую принадлежность фиалок проверила Т. А. Безделева.

[6] На основании этого образца в работе Соколовской (1966) было приведено число хромосом для *V. trichosepala*.

УДК 576.316.7 : 582 (571.6) Бот. журн., т. 71, № 10

Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *ALLIACEAE, FABACEAE, MALVACEAE, POACEAE*

E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME REPRESENTATIVES OF THE *ALLIACEAE, FABACEAE, MALVACEAE, POACEAE* FAMILIES

Alliaceae

Allium condensatum Turcz.,[1] **2n=16**. Приморский край: Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, скалы близ устья р. Рудной, Н. Пробатова, 1984 г., № 6428, VLA;[2] Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, Н. Пробатова, 1984 г., № 6423.

A. komarovianum Vved., **2n=16**. Приморский край: Октябрьский р-н, окр. с. Чернятина, близ р. Раздольной, В. Баркалов, А. Кожевников, 1984 г., № 6453; Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, древний вулкан против ж.-д. ст. Барановский, В. Баркалов, 1983 г., № 6164.

A. schoenoprasum L., **2n=16**. Курильские острова, о. Кунашир, океанское побережье в 5 км к северо-востоку от устья р. Тятиной, В. Баркалов, 1983 г., № 6312.

Fabaceae

Lathyrus davidii Hance, **2n=14**. Приморский край, г. Владивосток, склон сопки на п-ове Муравьева-Амурского, Н. Павлова, 1984 г., № 6502.

Melissitus schischkinii (Vass.) Latsch. (*Medicago vassilczenkoi* Worosch., *Trigonella schischkinii* Vass.) **2n=14, 16**. Приморский край, окр. г. Находка, у подножия горы Брат, Н. Павлова, 1984 г., № 6512. **2n=16**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Партизанская Падь, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1985 г., № 6598.

Oxytropis charkeviczii Vyschin, **2n=16**. Приморский край, Тернейский р-н, средний Сихотэ-Алинь, водораздел рек Тагэму, Единка и Бикин, отрог горы Граничной, на высоте 1648 м над ур. м., И. Вышин, 1980 г., № 6493.

Vicia amurensis Oett., **2n=12**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6489. **2n=12+0—1B**. Приморский край, г. Владивосток, п-ов Муравьева-Амурского, близ Академгородка, Н. Павлова, 1984 г., № 6491.

V. heterophylla Worosch., **2n=12**. Приморский край, Дальнегорский р-н, на приморских скалах в окр. пос. Рудная Пристань, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6490.

V. japonica A. Gray, **2n=24**. Приморский край: г. Владивосток, микрорайон Луговая, на склоне сопки по ул. Фадеева, Н. Павлова, 1984 г., № 6492; п-ов Муравьева-Амурского, 28-й км, близ ж.-д. платформы Садгород, Н. Павлова, 1984 г., № 6503.

V. pseudorobus Fisch. et Mey., **2n=12+0—2B**. Приморский край, Надеждинский р-н, близ ж.-д. платформы Сиреневка, Н. Павлова, 1984 г., № 6500.

V. unijuga A. Br., **2n=24**. Приморский край, г. Владивосток, п-ов Муравьева-Амурского, послелесный склон в районе Академгородка, Н. Павлова, 1984 г., № 6495.

Malvaceae

Abutilon theophrasti Medik., **2n=42**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1981 г., № 6284.

---

[1] Видовую принадлежность сем. *Alliaceae* установил В. Ю. Баркалов, сем. *Fabaceae* — Н. С. Павлова, сем. *Poaceae* — Н. С. Пробатова.

[2] Гербарные образцы исследованных растений хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра АН СССР (Владивосток).

Hibiscus trionum L., **2n=56.** Приморский край, Уссурийский р-н, окр. с. Кондратенкова, Т. Буч, В. Швыдкая, 1975 г., № 6291.

Poaceae

Aegilops tauschii Coss., **2n=14.** Киргизская ССР, окр. г. Фрунзе, в районе Чон-Арыка, северо-восточный склон предгорий Киргизского Алатау, Н. Пробатова, 1978 г., № 5290.

Alopecurus pratensis L., **2n=28.** Казахская ССР, 13 км от г. Алма-Ата, урочище Медео, склон горы Мохнатой, высота около 2500 м над ур. м., Н. Пробатова, 1978 г., № 5359; Приморский край, залив Петра Великого, о. Попова, окр. бухты Пограничника, Н. Пробатова, 1978 г., № 5010.

Anisantha tectorum (L.) Nevski, **2n=14.** Киргизская ССР, окр. г. Ананьево, берег оз. Иссык-Куль, Н. Пробатова, 1978 г., № 5338.

Anthoxanthum odoratum L., **2n=20, 20+1—2B.** Украинская ССР, 50 км к северу от г. Киева, окр. с. Литвиновка в 10 км от пос. Дымер, Н. Пробатова, 1978 г., № 5193.

Bromus oxydon Schrenk, **2n=28.** Киргизская ССР, окр. г. Фрунзе, в районе Чон-Арыка, северо-восточный склон предгорий Киргизского Алатау, Н. Пробатова, 1978 г., № 5302.

B. pseudodanthoniae Drob., **2n=28.** Киргизская ССР, окр. г. Джаны-Алыш, Н. Пробатова, 1978 г., № 5336.

B. squarrosus L. var. *villosus* Koch, **2n=14.** Украинская ССР, окр. г. Канева, берег Днепра, Н. Пробатова, 1978 г., № 5332.

Catabrosa aquatica (L.) Beauv., **2n=20.** Киргизская ССР, северный берег оз. Иссык-Куль, в 10 км к востоку от г. Чолпон-Ата, Н. Пробатова, 1978 г., № 5169.

Glyceria plicata (Fries) Fries, **2n=40.** Киргизская ССР, 3 км от г. Ананьево, берег оз. Иссык-Куль, Н. Пробатова, 1978 г., № 5155.

Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg., **2n=14.** Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, урочище Медео, склон горы Мохнатой, на высоте около 2200 м над ур. м., Н. Пробатова, 1978 г., № 5124.

Hordeum jubatum L., **2n=28.** Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, Мало-Алмаатинское ущелье, Н. Пробатова, 1978 г., № 5253.

Koeleria cristata (L.) Pers., **2n=14.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Партизанская Падь, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1985 г., № 6599.

Phleum paniculatum Huds., **2n=28.** Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, юго-восточный склон горы Кок-Тюбе, Н. Пробатова, 1978 г., № 5275.

Poa trivialis L., **2n=14.** Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, урочище Медео, склон к р. Малая Алмаатинка, Н. Пробатова, 1978 г., № 5250.

Puccinellia kurilensis (Takeda) Honda, **2n=42.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, берег р. Рудной близ устья, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1985 г., № 6597.

Secale sylvestre Host, **2n=14.** Киргизская ССР, 10 км к западу от г. Чолпон-Ата, северный берег оз. Иссык-Куль, Н. Пробатова, 1978 г., № 5268.

Taeniatherum crinitum (Schreb.) Nevski, **2n=14.** Киргизская ССР, окр. г. Фрунзе, в районе Чон-Арыка, северо-восточный склон предгорий Киргизского Алатау, Н. Пробатова, 1978 г., № 5287.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 27 I 1986.

УДК 576.316.7 : 582.675

В. П. Серов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ *CLEMATIDEAE* (*RANUNCULACEAE*) ФЛОРЫ СССР

V. P. SEROV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME REPRESENTATIVES OF THE *CLEMATIDEAE* (*RANUNCULACEAE*) TRIBE OF THE USSR FLORA

Atragene sibirica L., 2n=16. Рейнвальд, 1984 г., кол. № 116а, БИН АН СССР.

Clematis integrifolia L., 2n=16. Курская обл., Игнатенко, 1983 г., кол. № 2262.

C. recta L., 2n=16. Курская обл., Игнатенко, 1983 г., кол. № 2263.

C. orientalis L., 2n=16. АзССР, окр. Кахи, Васильев, 1983 г.

C. serratifolia Rhnd., 2n=16. Приморье, окр. ст. Ивановской, Иванина, 1983 г.; г. Владивосток, Серов, 1984 г., LE.

C. manschurica Rupr., 2n=32. Приморье, Анучинский р-н, окр. Виноградовки, склон у р. Тудагоу, Серов, 1984 г., LE.

C. hexapetala Pall., 2n=16. Приморье, Октябрьский р-н, окр. Чернятино, по р. Суйфун, Иванина, 1983 г., LE.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 VI 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 502.753 (47+57)

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Главная редколлегия: А. М. Бородин, А. Г. Банников, В. Е. Соколов и др. Изд. 2-е, перераб. и доп. — М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т 1. 392 с. Т. 50 000. Ц. 12 руб.; Т. 2. 480 с. Т. 50 000. Ц. 15 руб.

YU. A. LUKS, I. V. KRYUKOVA. (A *REVIEW*). RED BOOK OF THE USSR: RARE AND ENDANGERED SPECIES OF ANIMALS AND PLANTS. THE SECOND REVISED EDITION. 1984

Новое, второе, переработанное и дополненное издание «Красной книги СССР» во многом и в лучшую сторону отличается от первого издания, опубликованного в 1978 г.

Второе издание — двухтомное, подготовлено многочисленным авторским коллективом и обеспечено авторитетными группами научных редакторов по каждому разделу Книги. Несколько изменился и пополнился состав главной редакционной коллегии. Все иллюстрации стали цветными, напечатанными с акварельных рисунков. Объем статей — описаний каждого вида, включенного в Книгу, — значительно возрос. Авторы-составители названы в конце каждой статьи. Несколько улучшены картосхемы видов ареалов на территории СССР. Значительно увеличился перечень литературных источников, причем он дается отдельно по каждому разделу Книги. Все разделы предваряются полными списками видов, и, кроме того, оба тома имеют художественно выполненные оглавления и указатели русских и латинских названий всех видов, включенных в Книгу.

Оба тома хорошо изданы, имеют красивый темно-красный переплет, высококачественную мелованную плотную бумагу, обеспечившую четкую печать, практически полное отсутствие каких бы то ни было опечаток. Это безусловно заслуга наборщиков и корректоров, выполнивших на высоком уровне свою часть работы. Тираж нового издания почему-то увеличен в 5 раз против и так уже весьма большого тиража первого издания. Это было бы вполне оправданно, если бы издание носило научно-популярный характер, но в аннотации сказано: «Для специалистов в области охраны природы».

Несмотря на то что наше внимание как ботаников в первую очередь привлекает содержание II тома Книги, целиком посвященного редким и исчезающим видам флоры СССР, необходимо сначала остановиться на вопросах, касающихся всего издания в целом.

Конечно, следует с удовлетворением приветствовать тот факт, что «Красная книга СССР» теперь издана не только под грифом Министерства сельского хозяйства СССР и его служб (Главного управления по охране природы, заповедникам, лесному и охотничьему хозяйствам и Всесоюзного научно-исследовательского института охраны природы и заповедного дела), но и АН СССР (правда без указания ее институтов и подразделений). И все-таки этого недостаточно, чтобы придать «Красной книге СССР» характер непреложного Закона. Нам представляется, что для достижения этого Книга должна издаваться под грифом Совета Министров СССР и пока еще не учрежденного Государственного комитета Совета Министров СССР по охране природы, а также АН СССР.

Как следует из постановления Верховного Совета СССР «О соблюдении требований законодательства об охране природы и рациональном использовании природных ресурсов» от 3 VII 1985, за безусловную охрану природы

Советского Союза, ее рациональное и бережное использование ответственны практически все министерства и ведомства СССР. Об этом должно быть четко сказано в Предисловии к «Красной книге СССР».

К сожалению, о том, что «Красная книга СССР» является «официальным справочником», читатель по-прежнему, как и в 1-м издании Книги, может узнать лишь из аннотации, помещенной на оборотной стороне титульного листа. Это основное важное назначение Книги следовало бы указать непосредственно на самом титульном листе и должным образом подчеркнуть в Предисловии.

Многие вопросы мы уже поднимали и обсуждали в печати ранее (Лукс, Крюкова, 1979, 1980), но они остаются актуальными и после выхода в свет 2-го издания «Красной книги СССР». В общей системе Красных книг, издаваемых в нашей стране (общесоюзной, а также республиканских, краевых и областных), «Красная книга СССР» должна быть основополагающей по всем статьям. Однако до сих пор наблюдался разнобой; например, «Красная книга Молдавской ССР» (1978) имеет гриф Государственного комитета Совета Министров Молдавской ССР по охране природы, а «Красная книга Украинской ССР» («Червона книга Української РСР», 1980) — АН УССР.

Существенным недостатком 2-го издания «Красной книги СССР» является отсутствие в нем «Положения о Красной книге СССР». Его не было и в первом издании. Но в Предисловии к 1-му изданию излагалась основная суть «Положения», утвержденного в 1974 г. Во 2-м издании о «Положении» ничего не говорится, а лишь кратко и частично излагается Постановление Совета Министров СССР от 12 IV 1983 «О Красной книге СССР». Лучше было бы привести полностью весь текст этого постановления, чем выборочно пересказывать его в Предисловии и отрывочно цитировать на оборотах последних страниц каждого тома. Странно, что хотя со времени опубликования этого постановления прошло уже более трех лет, а нового «Положения о Красной книге СССР» по-прежнему нет.

Крайне желательно, чтобы в настоятельно необходимом новом, переработанном и дополненном «Положении» было сказано, что виды, включенные в «Красную книгу СССР», обязательно должны заноситься в соответствующие региональные (республиканские, краевые и областные) «Красные книги» и особо тщательно охраняться на основании специальных решений исполкомов местных Советов народных депутатов. В «Положении» и в Предисловии к Книге следует подчеркнуть тесную связь «Красной книги СССР» и «Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения», подписанной правительством СССР в 1974 г. В «Положении» необходимо четко определить меры контроля за состоянием и изменением популяций видов, включенных в «Красную книгу СССР», а также за выполнением рекомендаций по охране этих видов. Надо сказать о правилах изъятия из природы особей этих видов для научных коллекций и гербаризации, интродукции, других научных и практических целей; о правилах сбора образцов семян, предназначенных для внутрисоюзного и международного некоммерческого обмена между ботаническими садами; о мерах по пресечению различных форм браконьерства; об этических нормах отношения к природе ботаников, зоологов, лесников, охотников, любителей природы, рыбаков, механизаторов, строителей, туристов и всех граждан.

Многие из этих вопросов в достаточной мере разработаны и изложены Р. В. Камелиным и В. Н. Тихомировым во введениях к таким изданиям, как «Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР. . .» (1975), «Редкие и исчезающие виды флоры СССР. . .» (1981), а также другими авторами (Лукс, Крюкова, 1979, 1980, 1983а, б; Крюкова и др., 1980; Страхов и др., 1984, и др.).

В рецензируемой «Красной книге СССР» по сравнению с изданием 1978 г. применена более совершенная оценка степени редкости видов, включающая пять категорий, в ее основе лежит система, рекомендуемая Международным союзом охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Использование пяти категорий вместо прежних двух обеспечивает более точное определение современного состояния каждого вида, включаемого в «Красную книгу СССР». К сожалению, в Книге не намечены необходимые конкретные меры для охраны и улучшения естественного воспроизводства редких видов непосредственно в природе, которые должны предопределяться самим фактом отнесения вида к той или иной категории редкости. Об этом мы неоднократно говорили и ранее (Лукс, Крюкова, 1979, 1980, 1983б).

Как отмечалось, все иллюстрации в рецензируемой «Красной книге СССР» цветные. Их основой явились акварельные рисунки, которые хорошо выполнены художниками и весьма удовлетворительно воспроизведены полиграфистами. Но жаль, что все рисунки обезличены и авторы их неизвестны. В обоих томах «Красной книги СССР» при перечислении «условных обозначений» звездочкой (*) показано, что «изображения вида не найдено» (с. 6). Ничего предосудительного нет в том, что для некоторых особенно редких видов не обнаружено пока ни коллекционных, ни гербарных экземпляров. Крайне затруднительно иногда сделать оригинальные акварельные рисунки или цветные «фотопортреты» особенно редких видов непосредственно в природе. Могут отсутствовать и опубликованные изображения таких редких видов. Правильно сделала редколлегия, отказавшись от принципа «хоть что-нибудь или как-нибудь, да нарисовать», применявшегося в ранее изданной «Красной книге СССР» (1978). Таких видов, рисунки которых не помещены в Книгу, очень мало: четыре (с. 239, 240, 248) — в I и три (с. 109, 235, 236, 282, 283) — во II томе. Было бы нагляднее вместо отсутствующего рисунка оставить пустую очерченную рамку, как поступили, например, в подобном случае скандинавские специалисты по охране природы («Hotade djur och växter i Norden», 1978); такой прием действует мнемонически очень сильно.

Рисунки, помещенные в Книге, не имеют никаких объяснительных подписей. В целом ряде случаев этого и не требуется. Но когда, например, на рисунках I тома, показаны одновременно самец и самка (с. 174, 175, 180, 187, 193 и др.), необходимы хотя бы текстовые пояснения, как это сделано для многих видов насекомых (с. 252, 259—268, 282, 293, 300 и др.). Известно, что у птиц и рыб половой диморфизм развит довольно сильно, поэтому для них следовало бы дать в тексте соответствующие пояснения. Некоторые рисунки II тома тоже нуждаются в пояснениях (с. 100, 316, 325—326 и др.).

Горизонтальное расположение рамки, ограничивающей рисунок, далеко не всегда удобно, особенно при изображении птиц с длинной шеей, которую художникам пришлось искусственно «сгибать» в три погибели (с. 108, 139, 141 и др.), а у растений с высокими стеблями и соцветиями всячески «ломать», прерывать или делить на две, а то и на три части стебли и соцветия, т. е. вынужденно уродовать растения, искажая их общий вид (с. 234, 235, 274, 280, 281, 292 и др.). Поэтому одновременно с горизонтальным следовало иногда применять и вертикальное расположение рисунка. Нисколько не испортило бы Книгу и помещение в нее цветных изображений растений и животных, воспроизведенных непосредственно с отличных по качеству цветных диапозитивов. Цветные акварельные рисунки хороши, но они сухоpower искусственны, а диапозитив оживил бы изображение. В «Красной книге РСФСР. Животные» (1983) удачно совмещаются акварельные рисунки и цветные фотографии.

Даже при беглом одновременном просмотре обоих томов «Красной книги СССР» можно заметить целый ряд элементов неоднотипности в отношении формы подачи основного и справочного материалов в зоологических и ботанических частях.

Неоднотипность в I и II томах проявляется разнообразно: то в относительно второстепенных случаях, например в указателях русских и латинских названий, которые даны в разной последовательности, то в гораздо более важных вопросах.

Отнюдь не в одинаковой степени в частях I и II томов унифицирована номенклатурная аттестация таксонов. Так, в I томе типы членистоногих и моллюсков, подтип кольчатых червей, классы рыб, птиц и млекопитающих даны в Оглавлении и заглавных «Списках . . .» без латинских названий. В то же время классы амфибий (Amphibia), рептилий (Reptilia), насекомых (Insecta), ракообразных (Crustacea), двустворчатых моллюсков (Bivalvia) и малощетинковых червей (Oligochaeta) даны с латинскими и русскими названиями. В первых четырех частях I тома названия отрядов и семейств в описаниях видов даны только по-русски, а в остальных трех частях приводятся их как русские, так и латинские названия. В заглавном «Списке. . .» части VII (с. 372) допущен досадный пропуск важного определяющего слова : вместо «Список кольчатых червей. . .» написано: «Список червей. . .», хотя сама эта часть (на предыдущей странице) названа правильно — «Кольчатые черви».

Во II томе наблюдается подобная картина. Том начинается с части VIII, причем в Оглавлении тома написано: «Высшие растения (сосудистые)» (с. 5). Наименование самой этой части показано уже иначе: «Высшие растения» (с. 7). На следующей странице и слово «Высшие» потерялось: «Список растений. . .» (с. 8), однако в примечании на с. 16 сохранено полное название: «При подготовке раздела „Высшие растения (сосудистые)“ широко использованы. . .»; правда, «часть» здесь почему-то названа «разделом».

Точно таким же образом исчезла половина названия части XI; в оглавлении (с. 5): «Высшие растения (мохообразные)», а сама XI часть названа просто «Мохообразные» (с. 447), такое же название повторено в заглавном «Списке. . .» (с. 448).

Высшие (сосудистые) растения так и остались без своего латинского названия — *Plantae vasculares*, в то время как грибы, лишайники и мохообразные (соответственно части IX, X и XI) имеют положенные им латинские названия (*Mycota*, *Lichenes* и *Bryophyta*).

Следует отметить, что в I томе однотипно даны названия видов в заглавных «Списках. . .» и в описаниях — сначала русское название вида, а затем латинское. Во II томе порядок русских и латинских названий изменен: в заглавных «Списках. . .» — сначала латинское название, затем — русское, а в описаниях, наоборот.

Дальнейшее сравнение выявляет и другие элементы неоднотипности. Так, в I томе аттестация видов по категориям редкости дана как в заглавных «Списках. . .», так и в описаниях видов римскими цифрами, а в рубрике «Статус» еще и в словесном развернутом выражении, вполне соответствующем формулировкам каждой из 5 категорий, данным в Предисловии к Книге (с. 8). Во II томе цифровое обозначение категорий отсутствует вовсе, в заглавных «Списках. . .» категория редкости не обозначена, а в описаниях видов в рубрике «Статус» о ней сказано только в словесной форме, не всегда даже похожей на формулировки, предложенные в Предисловии, что иногда затрудняет отнесение вида к соответствующей категории.

С удовлетворением следует отметить, что система рубрикации при описании видов в значительной степени изменена к лучшему и усовершенствована по сравнению с прежней, применявшейся в «Красной книге СССР» (1978). Многие, прежде близкие по значению рубрики объединены. Например, в новой рубрике «Численность и тенденция ее изменения» вполне логично были объединены прежние: «Численность», «Численность в природе», «Причины изменения численности», а также и такие неудачно названные рубрики, как «Запасы» и «Причины изменения запасов». Новые рубрики «Основные лимитирующие факторы» и «Особенности биологии», включив в себя ранее использовавшиеся «Конкуренты, враги, болезни» и просто «Враги», позволяют более широко охватить одну из сторон общего описания вида. Однопорядковыми стали две рубрики: ранее примененная «Культивирование» (II том) и новая «Разведение» (I том), объединившая прежние «Численность в неволе», «Размножение в неволе» и «Численность и разведение в неволе». Введены другие новые рубрики: «Краткое описание взрослой стадии» (I том, в V—VII частях для членистоногих, моллюсков и кольчатых червей) и «Краткое описание» (II том); необходимость введения первой из этих двух рубрик не оправдана, поскольку есть общая рубрика «Особенности биологии», а вторая вполне могла бы быть единой для I и II томов.

Очень важная новая рубрика «Значение таксона в сохранении генофонда» использована, к сожалению, только во II томе. В I томе текст, соответствующий этой рубрике, нередко имеющийся в описаниях видов, дается вне рубрикации непосредственно перед рубрикой «Статус».

В целях конспективности изложения и большей наглядности данные о степени применимости системы рубрикации сведены нами в таблицу.

Указания о включении того или иного вида в первое издание «Красной книги СССР» (1978) дано почему-то только во II томе в рубрике «Принятые меры охраны», а в I томе эти указания отсутствуют. Включение вида в Между-

Система рубрикации описаний видов, примененная в I и II томах «Красной книги СССР» (1984)

Наименование рубрик	Номера томов и частей												
	I том									II том			
	I	II	III		IV	V		VI	VII	VIII	IX	X	XI
Вводный текст (без наименования рубрики)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Статус	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Значение таксона в сохранении генофонда	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Краткое описание	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Краткое описание взрослой стадии	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—
Распространение	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Места обитания	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Численность и тенденция ее изменения	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Основные лимитирующие факторы	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Особенности биологии	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Разведение	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Культивирование	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Принятые меры охраны	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Необходимые меры охраны	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Источники информации	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Составитель (ли)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. I — Млекопитающие, II — Птицы, III — Амфибии и Рептилии, IV — Рыбы, V — Членистоногие (Насекомые и Ракообразные), VI — Моллюски, VII — Кольчатые черви, VIII — Высшие растения IX — Грибы, X — Лишайники, XI — Мохообразные. Знак «+» означает наличие данной рубрики, а «—» — ее отсутствие.

народную красную книгу МСОП («The IUCN Red Data Book»), а также в Приложения в «Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры. . .» отмечается в обоих томах. Но в I томе без указания причин отсутствуют ссылки на эту «Конвенцию. . .» (в отношении отдельных видов из числа упомянутых К. П. Митрюшкиным и Л. К. Шапошниковым, 1978).[1]

Существенное различие в изложении основного текстового материала (описаний видов) и в заглавных «Списках. . .» между томами заключается в том, что в I томе все виды расположены согласно требованиям современной системы, принятой в зоологии, а во II томе виды даны в алфавитном порядке латинских названий семейств. Последний принцип, конечно, удобнее для такого издания, как Красная книга. При описании каждого вида указываются его русское и полное латинское название, а затем названия отряда или подотряда и семейства (в I томе) или только семейства (во II томе). Логичнее было бы один раз дать латинское и русское названия семейства, а затем помещать описания видов, относящихся к этому семейству.

О картосхемах так же, как и о рисунках, непосредственно нигде в Книге не сказано. Просто как бы подразумевается, что они несут наглядный дополнительный информативный материал к рубрикам «Распространение» и «Численность. . .». И хотя это действительно так, но упоминания о них в тексте и подписи к ним обязательно должны были быть. Картосхемы и рисунки значительно улучшены и содержат гораздо больше информации, чем в 1-м издании Книги, увеличено число условных обозначений, которые почти исключительно использованы именно в картосхемах. Часть этих условных обозначений одинакова для обоих томов, но есть обозначения, специфичные лишь для I тома. Все обозначения, за малым исключением, вполне понятны. Хотелось бы остановиться на использовании «точки» для условного обозначения «отдельных современных мест находок» и «колечка», обозначающего «места находок в прошлом». На многих картосхемах эти условные обозначения использованы весьма вольно: их размер точно не выдержан по сравнению с приведенным образцом, причем величина этих условных обозначений не зависит от масштаба картосхем.

---

[1] Ссылки на Приложения к «Конвенции. . .» обесценены, поскольку даны в обоих томах без указания мер охраны, предопределяемых этими Приложениями и соответствующими статьями «Конвенции. . .».

Читатель вправе предположить, что различия в величине черных «точек» и «колечек» несут определенную смысловую нагрузку, т. е. соответствуют каким-то различиям в характере распространения, численности и встречаемости особей вида. Но об этом нигде ничего не сказано.

Сколько видов включено во 2-е издание «Красной книги СССР», насколько полнее стало оно по сравнению с предыдущим? Как ни странно, но ответ на этот, казалось бы, такой очевидный вопрос получить не так-то просто. В 1-м издании Книги в Предисловии и в аннотации, хоть и с ошибками, но общие цифры были названы (Лукс, Крюкова, 1979), во втором эти данные отсутствуют. Мы провели подсчеты и получили следующие результаты:

Том I. Млекопитающие — 94 (62),[2] Птицы — 80 (63), Амфибии — 9 (8), Рептилии — 37 (21), Рыбы — 9 (—), Членистоногие — 204 (—), Моллюски — 19 (—), Кольчатые черви — 11 (—). Всего 463 (154), т. е. общее число видов, включенных во 2-е издание, увеличилось на 309.

Том II. Высшие растения (сосудистые) — 603 (444), Грибы — 20 (—), Лишайники — 29 (—), Мохообразные — 32 (—). Кроме этого, по целому ряду видов указаны дополнительно близкие виды (27), поэтому общее число видов составляет 711 (444), а увеличение равно 267.

Таким образом, в двух томах «Красной книги СССР» (1984) учтено 1174 вида редких и исчезающих животных и растений. Общее увеличение по сравнению с первым изданием составляет 576 видов.

Все эти цифры следовало бы привести в Предисловии к I тому Книги. Почему это не было сделано — непонятно!

Единичные виды (1 вид из числа животных и 8 — из числа растений) исключены из «Красной книги СССР». В этом нет ничего противозаконного, если основания для этого достаточно весомые, но о факте исключения необходимо открыто заявлять. Такими исключенными видами (нам не удалось найти их в Книге) являются: из животных — баран каратауский (Ovis ammon nigrimontana Sev., 1873); из растений — гирчовник северный (*Conioselinum boreale* Schischk.), гунделия Турнефора (*Gundelia tournefortii* L.), рапонтикум сафлоровидный, маралий корень (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin), береза таласская (*Betula talassica* Poljak.), жарновец (саротамнус) метельчатый (*Sarothamnus scoparius* (L.) Koch), ковыль Регеля (*Stipa regeliana* Hack.), ковыль волосовидный (*Stipa trichoides* P. Smirn.), вудсия альпийская (*Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray). Причины исключения барана каратауского, а также большей части упомянутых видов растений нам неизвестны. Изменена номенклатура двух видов: по данным С. К. Черепанова (1981), *Conioselinum boreale* следует относить к *C. tataricum* Hoffm., а *Betula talassica* Poljak. — к *B. pendula* Roth, т. е. к широко понимаемым видам. Но вот почему исключен *Rhaponticum carthamoides*, заготовки корней которого ведутся в природных местообитаниях в огромном масштабе (Положий и др., 1976), — совершенно непонятно. Неужели это произошло по настоянию заготовителей? Исключение этого вида из «Красной книги СССР» несомненно будет способствовать усилению эксплуатации диких зарослей маральего корня и приостановит введение его в культуру и создание промышленных плантаций.

Кроме вышеизложенных многочисленных и разнохарактерных общих замечаний, касающихся всего двухтомного издания «Красной книги СССР» (1984), II том, естественно, привлекает наше особое внимание. Конечно, очень хорошо, что теперь в «Красную книгу СССР» включены не только высшие растения (сосудистые), как раньше, но и грибы, лишайники и мохообразные. Не хватает только водорослей, и очень жаль, что они пока еще не включены в Книгу.

---

[2] В круглых скобках указано число видов в 1-м издании «Красной книги СССР» (1978), тире — отсутствие видов.

Может показаться, что в «Красную книгу СССР» уже вошло очень большое число видов высших растений (сосудистых), грибов, лишайников и мохообразных — 711 видов, относящихся к 191 семейству. На самом деле это всего лишь примерно пятая часть тех видов флоры СССР, которые заслуживают серьезного внимания к ним. Об этом достаточно обоснованно говорилось нами ранее (Лукс, Крюкова, 1979). Новым подтверждением этому может служить изданная одновременно с «Красной книгой СССР» (1984) «Красная книга Народной Республики Болгарии» («Червена книга на НР България», 1984), первый том которой содержит описания 763 видов только высших растений, что составляет 21.4 % от состава всей флоры высших растений Болгарии (3560 видов).

Выше отмечалось, что к некоторым описанным в Книге основным видам дополнительно подключены близкие виды. Такой метод вполне целесообразен, и его следует применять возможно шире. Ведь «Красные книги» — это совершенно особые справочники, которые призваны служить не только для констатации государственной охраны редких и исчезающих видов флоры и фауны, но также и в целях возможно более легкого и простого визуального узнавания этих видов, причем близкие виды (если они есть), внешне мало отличающиеся от редкого, должны быть включены в Книгу. Например, не вызывает возражения форма перечисления таких видов, примененная во втором издании Книги: «Ятрышник пурпурный. *Orchis purpurea* Huds. (incl. *O. maxima* C. Koch)» (с. 291).

В то же время нельзя допускать такого положения, когда близкие виды вскользь упоминаются в тексте, но не признаются подключенными к описываемому виду и тем самым остаются вне Книги, а ведь различить их могут только специалисты-ботаники. Например, «Тюльпан Каллье. *Tulipa callieri* Halácsy et Levier. . . Систематическое положение вида не вполне определенное, ряд авторов рассматривает вид как обособленные популяции широкораспространенного *T. biflora* Pall.» (с. 252). Получилось так, что очень трудно отличимый от тюльпана двухцветкового тюльпан Каллье включен в Книгу, а сам тюльпан двухцветковый *T. biflora* и другие редкие, очень близкие, практически почти неразличимые виды (растущий в Крыму *T. koktebelica* Junge и кавказский *T. polychroma* Stapf.) оказались вне Книги, их даже не назвали. Такую ошибочную трактовку объема вида, включаемого в «Красную книгу СССР», необходимо исправить. Кроме того, слово «широкораспространенный» вводит в заблуждение читателей; в действительности тюльпан двухцветковый не «широко распространен», а его малые по площади популяции встречаются изолированно в относительно широких пределах юга СССР, т. е. ареал этого вида относится к островному типу (Крюкова, Лукс, 1978).

В описании *Cypripedium macranthon* Sw. не упомянут близкий вид *C. ventricosum* Sw., что совершенно недопустимо! Кстати сказать, в «Красную книгу СССР» опять не включены *C. guttatum* Sw. и *C. yatabeanum* Makino, а также целый ряд видов других редких орхидей. Согласно требованию упомянутой выше «Конвенции. . .», следует взять под контроль «все виды орхидей» (Белоусова и др., 1979; Лукс, Крюкова, 1979).

По-видимому, вообще для «Красных книг» любых рангов желателен принцип включения видов по возможности в широком понимании (s. l.=sensu lato) с обязательным перечислением на равных правах заповедности всех близких и портретно похожих видов.

Во втором издании Книги далеко не всегда, когда это весьма необходимо, указываются синонимы латинских названий. Это надо делать для облегчения пользования Книгой.

Во II томе встречаются самые разнообразные варианты наименования описываемых растений. Например, кроме обычного сочетания одного русского названия и соответствующего ему латинского или двух русских и двух латинских (одно из которых синонимическое): «Лилия ложнотигровая, или Максимовича. *Lilium pseudotigrinum* Carr. (*Lilium maximowiczii* Regel)» (с. 247), бывают и иные сочетания. Скажем, два русских и одно латинское (без синонимического): «Аммопиптант карликовый (Пиптант низкий). *Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng. fil.» (с. 173). Три русских и одно латинское: «Инжир, фиговое дерево, смоковница. *Ficus carica* L. (incl. *F. colchica* Grossh., *F. hyrcana* Grossh.)» (с. 263). В данном случае все русские названия относятся только к *F. carica* («cariosus» — фигоподобный, смоквовидный). Во избежание возможной путаницы подключенные виды следовало бы назвать соответственно по-русски.

На общем фоне в большинстве своем хороших и отличных изображений растений как-то особенно выделяются неудачные. Так, стали сами на себя не похожи *Astrantia major* L. (с. 34), *Ruscus hypoglossum* L. (с. 66), *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó (с. 276). По-прежнему, как и в издании 1978 г., неудачен рисунок *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch (с. 280). Не помогли ни диапозитивы, ни показ изображений в других изданиях. Плохо нарисованы цветки *Lobelia dortmanna* L. (с. 261). По-видимому, художник не видел живого цветущего растения, а заимствовать было неоткуда.

Иногда грешат и полиграфисты, допуская при тиражировании явный цветовой брак, что для такого издания, как «Красная книга СССР», совершенно недопустимо. Ведь здесь цветной рисунок служит отнюдь не украшательским целям, он призван помочь узнать растение по его «портрету». Но как можно узнать, например, *Cypripedium macranthon* Sw. (с. 275), когда в одних экземплярах Книги его цветок вместо ярко-малинового стал грязно-фиолетовым, а в других — серовато-зеленым. Иногда листья растений становятся малахитово-зелеными (с. 26—27, 65 и др.), или общая окраска — чрезвычайно бледной, часто с зеленоватой вуалью. Цветки *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill. (с. 349) из белых превратились в лиловатые (листочки околоцветника только снаружи должны быть чуть-чуть серовато-лиловатыми!).

В описаниях видов допущены отдельные нелогичные или ошибочные утверждения. Например, при описании *Thladiantha dubia* Bunge сказано, что это растение как сорное и культивируемое встречается в ряде областей, а в рубрике «Культивирование»: «Разводился в Ташкентском ботаническом саду, но заросль была погребена под толщей земли при благоустройстве города» (с. 154). О том, что это растение имеется в коллекциях многих ботанических садов страны, не сказано ни слова.

При описании *Arbutus andrachne* L. ошибочно указывается, что дерево это «. . . имеет . . . изогнутые кораллово-красные или фисташково-зеленые стволы» (с. 164). Следовало бы сказать иначе: летом дерево сбрасывает старую красную корку, обнажая молодую светло-зеленую, которая затем постепенно сначала желтеет, а потом краснеет.

Далеко не однотипны формулировки в некоторых рубриках описания. В рубрике «Численность и тенденция ее изменения» для преобладающего большинства видов данные приводятся в общей форме, например у *Mandragora turcomanica* Mizg. «. . .известно несколько тысяч экземпляров» (с. 377), у *Daphne sophia* Kalen. «популяции малочисленны . . .» (с. 383), у *Stelleropsis caucasica* Pobed. «. . . учтено около 500 экз.» (с. 383) и др. Но в отношении некоторых видов флоры Крыма зачем-то приводятся (без согласования с соавторами-составителями) цифровые результаты с точностью до единичных особей, без ссылок на методику такого подсчета или на источник информации, реже лишь с текстовой ссылкой. Например, для *Orchis purpurea* Huds. «. . . численность 41 542 экз. (по данным В. М. Косых)» (с. 291). Особенно «повезло» в этом отношении крымским орхидным: для *Comperia comperana* (Stev.) Aschers. et Graebn. «. . . общая численность 249 особей» (с. 274), *Ophrys taurica* (Agg.) Nevski «. . . общая численность 137 особей» (с. 286), и т. д. Этого делать не следовало, так как нарушается общий стиль Книги, сообщаются обезличенные цифры, точность которых не всегда достаточна (да и не вполне необходима и уместна), и приписываются эти данные всем составителям описания того или иного вида.

В рубрике «Принятые меры охраны» в большинстве описаний видов используется формулировка, подобная следующей: *Gentiana paradoxa* Albov «. . . охраняется в Кавказском заповеднике» (с. 201); иногда встречается более осторожная форма: популяции *Vvedenskia pinnatifolia* Korov. «. . . вероятно, охраняются на территории Миракинского государственного заповедника» (с. 57) и др. Но в действительности никакой фактической охраны отдельных видов растений в заповедниках пока почти нет, она — пассивна, поэтому правильнее говорить, что данный вид имеется на территории того или иного заповедника или заказника. Например: «Некоторые местонахождения находятся на территории заповедников . . .» (с. 285), «Часть прибайкальской популяции находится в пределах Байкальского заповедника» (с. 345) и др.

Один из авторов данной рецензии (Ю. А. Лукс) одновременно является автором-составителем по двум видам, включенным в Книгу (*Brassica sylvestris* (L.) Mill. ssp. *taurica* Tzvel. и *Crambe steveniana* Rupr.) и соавтором-составителем по целому ряду видов орхидных. Если по орхидным можно было легко предоставить в распоряжение художника цветные диапозитивы, снятые автором в горах Крыма, то в отношении капусты крымской и катрана Стевена никаких цветных изображений дать было невозможно по причине их отсутствия. Спрашивается, откуда же взялись цветные изображения этих растений в «Красной книге СССР» (1984)?

В заключение остается сказать, что 2-е издание «Красной книги СССР», несомненно, будет служить солидной основой для будущего 3-его издания. В цитированном выше постановлении Совета Министров СССР «О Красной книге СССР» предопределено «обеспечивать издание Красной книги СССР не реже одного раза в 10 лет». Может быть, будет признано целесообразным в дальнейшем вообще отказаться от переиздания «Красной книги СССР» целиком. Скажем, за 4—5 лет, к 1990 г., можно подготовить к публикации 3-е издание, обеспеченное должной исходной документацией, подробной хорологией редких и исчезающих видов флоры и фауны СССР, оригинальными акварельными рисунками, цветными диапозитивами, усовершенствованными картосхемами ареалов видов, вплоть до точечных на крупномасштабных картах, с обозначением границ заповедников и заказников, на территории которых встречаются данные виды, и т. д. «Красная книга» должна иметь силу Закона, и поэтому ее следует издавать не только под грифом АН СССР, но также и Совета Министров СССР, т. е. примерно так, как издана «Красная книга РСФСР» (1983) или «Червена книга на НР България» (1984). Хорологическое обоснование для нового издания Книги может быть таким, какое сделано для «Красной книги Латвийской ССР» (Абеле и др., 1978, 1980, 1981). 3-е издание Книги желательно считать основным и новых переизданий не делать. Вместо этого ввести в действие систему «дополнений к Красной книге СССР», подобную известному изданию «Index Kewensis» с его «Supplement's». В «Дополнениях» публиковать новейшие данные по ведению «Красной книги СССР» (предложения о включении или об исключении видов, описания, изображения, картосхемы и др.). Тираж основной Книги должен быть минимальным, а распространение его — строго регламентированным. Параллельно необходимо многократно издавать также и научно-популярный вариант Книги массовым тиражом с цветными иллюстрациями, но без служебных справочных материалов, точных указаний местонахождений видов и др. Именно так было сделано в отношении «Красной книги МСОП» (Фишер и др., 1976). Кроме этого, желательно учредить при «Межведомственной комиссии по Красной книге СССР» особый хорошо иллюстрированный периодический печатный орган (типа Бюллетеня, Вестника или Курьера) для публикации научно-исследовательских работ и других материалов по «Красной книге СССР».

ЛИТЕРАТУРА

Абеле Г., *Биркмане К.*, *Вимба Э. и др.* Хорология флоры Латвийской ССР: Редкие виды растений I группы охраны. Рига: Зинатне, 1978. 79 с. — *Абеле Г.*, *Вимба Э.*, *Клявиня Г. и др.* Хорология флоры Латвийской ССР: Редкие виды растений II группы охраны. Рига: Зинатне, 1980. 104 с. — *Абеле Г.*, *Вимба Э.*, *Клявиня Г. и др.* Хорология флоры Латвийской ССР: Редкие виды растений III группы охраны. Рига: Зинатне, 1981. 103 с. — *Белоусова Л. С.*, *Денисова Л. В.*, *Никитина С. В.* Редкие растения СССР: Справочник. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 216 с. — *Денисова Л. В.* Рекомендации по охране редких и исчезающих растений СССР. М.: Колос, 1976. 16 с. — *Красная* книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 204 с. — *Красная* книга Молдавской ССР. Книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений / Отв. ред. Б. А. Тарабукин. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1978. 117 с. — *Красная* книга РСФСР. Животные. М.: Россельхозиздат, 1983. 454 с. — *Красная* книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с. — *Крюкова И. В.*, *Лукс Ю. А.* Новые данные о *Tulipa biflora* Pall. (*Liliaceae*) в Крыму. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 5, с. 700—711. — *Крюкова И. В.*, *Лукс Ю. А.*, *Привалова Л. А.* Заповедные растения Крыма. Справочник. Симферополь: Таврия, 1980. 96 с. — *Лукс Ю. А.*, *Крюкова И. В.* Рец. Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 1978. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 12, с. 1825—1832. — *Лукс Ю. А., Крюкова И. В.* О создании единой действенной системы заповедности редких и исчезающих растений. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 737—747. — *Лукс Ю. А., Крюкова И. В.* Об уровнях заповедности и мерах по охране видов флоры СССР. — В кн.: Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск: Наука, 1983а, с. 115—117. — *Лукс Ю. А., Крюкова И. В.* Положениям о «Красных книгах» необходимо придать конкретность, действенность и силу закона. — В кн.: Тез. докл. VII делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Донецк, 11—14 мая 1983 г. Л.: Наука, 1983б, с. 283—284. — *Митрюшкин К. П., Шапошников Л. К.* Прогресс и природа. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 312 с. — *Положий А. В., Постников Б. А., Суров Ю. П.* Маралий корень. — В кн.: Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1976, с. 263, карта 103. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 2-е доп. изд. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Собрание* Постановлений Правительства Союза Советских Социалистических Республик. (Отдел первый). М.: Издание Управления Делами Совета Министров СССР, 1983, № 12. — *Страхов С. М., Старшиков Г. Г., Скрипчинский В. В. и др.* Сохраним для потомков. Об охране растительного и животного мира Ставропольского края / Под общ. ред. В. В. Скрипчинского. Ставрополь: Книжн. изд-во, 1984. 239 с. — *Фишер Д., Саймон Н., Винсент Д.* Красная книга МСОП. Дикая природа в опасности. М.: Прогресс, 1976. 477 с. — *Червена* книга на НР България. Исчезнали, застрашени от изчезване и редки растения и животни. В два тома. Том. I. Растения. София: Изд-во на Българската Академия на науките, 1984. 448 с. — *Червона* книга Української РСР. Рідкісні й такі, що знаходяться під загрозою зникнення, види тварин і рослин. Київ: Наук. думка, 1980. 504 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Hotade* djur och växter i Norden. NU-serien A 1978, vol. 9. Stockholm, 1978. 194 bl.

Ю. А. Лукс, И. В. Крюкова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 20 VIII 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 502.753(47+57)

Бот. журн., т. 71, № 10

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Главная редколлегия: А. М. Бородин, А. Г. Банников, В. Е. Соколов и др. Изд. 2-е, перераб. и доп. — М.: Лесн. пром-сть, 1984, Т. 1. 392 с. Т. 50 000. Ц. 12 руб.; Т. 2. 480 с. Т. 50 000. Ц. 15 руб.

I. S. SAPHAROV. (*A REVIEW*). RED BOOK OF THE USSR: RARE AND ENDANGERED SPECIES OF ANIMALS AND PLANTS. THE SECOND REVISED EDITION. 1984

В подготовке 2-го издания «Красной книги СССР» принимали активное участие крупные ученые страны — академики АН СССР В. Е. Соколов, А. Л. Тахтаджян, М. С. Гиляров, член-корр. АН СССР М. В. Горленко, академик ВАСХНИЛ В. Н. Виноградов, профессор А. Г. Банников и др. Ответственным редактором является начальник Главного управления по охране природы, заповедникам, лесному и охотничьему хозяйствам МСХ СССР А. М. Бородин. Его заместителями были В. Е. Соколов и А. Г. Банников, научными редакторами — Н. Г. Васильев, Р. В. Камелин, В. Н. Тихомиров и Л. В. Денисова. Много энергии и сил вложил в создание этого замечательного и нужного труда коллектив НИИ охраны природы, руководимый Ю. П. Язан. В обработке отдельных видов самое активное участие принимали Л. С. Белоусова, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, В. Б. Куваев и др. Нет сомнения, что новое издание «Красной книги» послужит благородной цели — сохранению генетического фонда уникальных видов растений и животных, многие из которых могут играть роль в ускорении решения задач создания ценных растительных сообществ и высокопродуктивных животных. О большом значении «Красной книги» в деле охраны природы говорилось на III сессии Верховного Совета СССР XI созыва, обсудившей вопрос «О соблюдении требования законодательства об охране природы и рациональном использовании природных ресурсов».

Прежде чем приступить к анализу второго издания «Красной книги СССР», обратимся к рецензии (Сафаров, 1979), посвященной первому изданию «Красной книги СССР» (1978 г.). В этой рецензии отмечался целый ряд упущений в отношении описания отдельных видов растений, которые во втором издании книги в основном были учтены. В той же рецензии указывалось на недостаточность оформления юридического статуса этого издания. Весьма отрадно, что второе издание осуществлено на основании постановления Совета Министров СССР «О Красной книге СССР» от 12 IV 1983. В рецензии было высказано пожелание осуществить второе издание отдельными томами для животных и растений, так как в первом издании они размещались в одном томе. Второе издание выпущено в двух томах, что значительно облегчает пользование книгой. Преимуществом второго издания «Красной книги» является и то, что она вышла с участием АН СССР; это значительно поднимает престиж книги, ее научное значение.

Свои замечания мы адресуем главным образом второму тому — «Растения», в котором часть VIII включает высшие (сосудистые) растения, IX — грибы, X — лишайники, XI — мохообразные.

Достаточное отражение в «Красной книге СССР» получили астрагалы — занесено 10 видов (с. 175—180), пионы — 8 видов (с. 296—300), касатики — 10 видов (с. 214—220), дубы — 7 видов (с. 195—198), колокольчики — 13 видов (с. 125—131) и т. д.

Заслуживает внимания тот факт, что в отличие от первого издания второе включает редкие виды грибов, лишайников, мохообразных. Это придает «Красной книге СССР» целостный характер и несомненно будет способствовать охране редких представителей этих групп.

Наряду с положительными моментами второе издание, к сожалению, также не лишено ошибок. Существенным недостатком этого издания, на наш взгляд, является то, что Предисловие помещено только в I томе, а II том сразу начинается с описания видов. Ведь не каждый читатель приобретает оба тома, а потому у читателей II тома отсутствие Предисловия может вызвать недоумение; множество вопросов, связанных с задачей охраны природы и ролью «Красной книги» в этом важном деле, могли быть освещены в Предисловии. При характеристике всех без исключения видов указано значение таксона в сохранении генофонда. Можно было бы об этих и других подобных вопросах сказать в Предисловии один раз.

Теперь остановимся на отдельных недостатках, встречающихся во втором издании. На с. 122, где характеризуются колхидские самшитовые рощи, для растений, сохранившихся в глубине и под пологом леса, в качестве лимитирующего фактора указывается загрязнение атмосферного воздуха выхлопными газами. Во-первых, неизвестно, откуда проникают в глубину леса выхлопные газы, и, во-вторых, самшит хорошо переносит городские условия, где действительно имеет место загрязнение атмосферного воздуха выхлопными газами. Касаясь меры охраны и размножения самшита гирканского (с. 123), авторы рекомендуют: «. . .широко культивировать для получения древесины и ветвей для букетов». Думается, что создание промышленных насаждений из самшита для заготовки древесины и для обрубки ветвей на букеты не совсем резонно.

На с. 310, характеризуя сосну эльдарскую, авторы отмечают, что в естественной роще сосны эльдарской «в 1941 г. насчитывалось 2500 сосен, в настоящее время сохранилось несколько сотен деревьев». Это неверно. Наоборот, количество деревьев эльдарской сосны по сравнению с тем, что было 40—50 лет назад, значительно увеличилось, появилось много молодняка в возрасте 40—50 и более лет, возникшего после объявления рощи заповедной. В качестве лимитирующих факторов в роще сосны эльдарской указывается также массовый сбор шишек. В настоящее время это также не соответствует действительности. Сбор шишек в этой роще прекратился еще 50 лет тому назад, так как потребность в семенах сосны эльдарской обеспечивалась за счет сбора шишек в городских зеленых насаждениях и в лесных посадках. Авторы пишут, что роща сосны эльдарской занимает 0.4 га, между тем по данным последнего лесоустройства общая площадь рощи составляет 410 га, в том числе на площади 176 га сосна эльдарская преобладает или образует чистые насаждения. В остальных случаях растет в качестве примеси.

На с. 312 сказано, что в Зангезуре и Карабахе общая площадь платана восточного составляет около 100 га, между тем здесь только в двух заповедниках (Басутчайском и Цавском) он занимает площадь 165 га, а с учетом трех новых местонахождений в Алазанской долине и Нагорном Карабахе общая площадь платана в Восточном Закавказье составит порядка 200 га.

На с. 103 указывается, что общая площадь с доминированием ольхи почти-сердцелистной *Alnus subcordata* C. A. Mey. в Талыше составляет 35 га. Этот эндемичный вид ольхи, сохранившийся по берегам рек и в глухих ущельях талышских гор, нередко заходит на горные склоны и плато, занимает площадь, во много раз большую, чем это указано в книге. Только в бассейне р. Ленкоранчай площадь, занимаемая этим видом, значительно больше, чем пишут авторы. То же самое можно сказать о другом эндемике Талыша — шелковой акации *Albizia julibrissin* Durazz. (с. 262, 263). Авторы указывают, что вся площадь, занимаемая этим видом, до последнего времени составляла 50 га, а за последние 10 лет она уменьшилась в 10 раз. Выходит, что в настоящее время она занимает площадь в 5 га. Шелковая акация в Талыше распространена в южной части региона и произрастает на крутых склонах с маломощными почвами, а также по берегам рек, встречаются фрагменты почти чистых насаждений, так что указанная в «Красной книге» площадь является сильно заниженной. Также слишком уменьшена площадь тисса ягодного (с. 379—380), который широко распространен в лесах Кавказа, Крыма, Прибалтики, Украины, Карпат, Закарпатья, Белоруссии (Беловежская пуща) и других районов, поэтому цифры, приведенные авторами, — 4000 га для лесов СССР и 15 тыс. экз. для Кавказа, очень далеки от реальности.

По Азербайджану не упоминаются обнаруженные за последние годы рощи тисса в Талыше площадью более 30 га (Сафаров, 1982), а также в Нагорном Карабахе. Только в Азербайджане численность тисса намного больше, чем это указано для Кавказа.

Целый ряд редких и эндемичных видов дендрофлоры страны не вошел в «Красную книгу СССР». Например, по данным С. Я. Соколова и О. А. Связевой (1965), из общего числа различных тополей 16 являются редкими и эндемичными, а в «Красную книгу» занесены только 3 вида: *Populus cataracti* Kom., *P. balsamifera* L., *P. berkarensis* Poljak. Не занесен в «Красную книгу» такой редкий, оригинальный вид тополя, как *P. hyrcana* Grossh.

Большое упущение сделано в отношении видов рода *Salix* L.; из 401 вида этого рода, по данным вышеуказанных авторов, 61 является эндемичным для СССР, а в «Красную книгу» не занесено ни одного вида. В настоящее время редкие виды ив в основном сохранились на Дальнем Востоке (Сахалин, Курилы), на Кавказе, в Средней Азии, где их ареалы весьма ограничены и нуждаются в строжайшей охране.

Особенно непростительным является то, что весьма редкие эндемичные виды груш с ограниченной численностью не вошли в «Красную книгу СССР». Мы имеем в виду талышские груши *Pyrus grossheimii*, *P. hyrcana*, *P. boissieriana*. Об уникальности указанных видов груш неоднократно говорилось в работах, посвященных древнетретичным видам дендрофлоры (Гроссгейм, 1940; Федоров, 1958; Сафаров, 1962, и др.). В частности, Ан. А. Федоров пишет: «Наличие в Ленкоранских лесах Закавказья трех видов рода *Pyrus*, систематически близких к китайско-гималайским — *P. boissieriana*, *P. hyrcana*, *P. grossheimii*, указывает на то, что эти леса представляют собой остаток той же самой флоры, которая в наиболее полном виде сохранилась в настоящее время в Восточной Азии и некогда составляла одно целое с Кавказом, Европой и даже с Северной Африкой (Атлас). Отголоском этого на Кавказе являются рассмотренные нами три вида ленкоранских груш, и в этом заключается один из частных случаев в флористической связи Восточной Азии с Кавказом» (с. 1385). Как говорится, комментарии излишни — ленкоранские виды *Pyrus* как редкие эндемики являются живым свидетельством флористической связи с тропической флорой Восточной Азии и субтропиков Закавказья. К тому же численность их крайне ограничена, они находятся под угрозой исчезновения. В «Красной книге СССР» значатся только 3 вида груш (*P. asiae mediae*, *P. ussuriensis*, *P. raddeana*).

В заключение отметим, что «Красная книга СССР» выгодно отличается от многих других подобных изданий своим высокохудожественным оформлением. Для каждого вида растения даются карта распространения и прекрасно исполненные рисунки. Все это делает книгу весьма ценной также в познавательном отношении. Она может служить хорошим источником изучения редких и исчезающих видов растений и животных. Отмеченные же нами недостатки ничуть не умаляют высокого достоинства «Красной книги» (т. 2), наоборот, они помогут разработать более правильные приемы подготовки 3-го издания «Красной книги СССР».

Известно, что наряду с «Красной книгой СССР» во всех союзных республиках изданы или издаются свои «Красные книги». «Красную книгу» издает также Всесоюзное ботаническое общество. Однако, к сожалению, разъяснение важного значения «Красных книг» в печати почти отсутствует. Думается, что органы массовой информации, телевидение, радио, печать должны широко освещать роль и значение «Красных книг» всех рангов и регионов.

Крайне желательно, чтобы ежегодно издавался информационный бюллетень «Красной книги», в котором следует освещать изменения в увеличении или уменьшении численности отдельных редких видов, их новых местонахождений, использование в качестве исходного генетического материала при выведении новых сортов растений и пород животных, организации заповедников и т. д. Одновременно это облегчит следующее издание «Красной книги СССР».

В нашей стране осуществляются крупные мероприятия: функционируют 157 заповедников и природных парков, которые занимают более 15 млн. га. Ежегодно организуются новые заповедники и национальные парки, являющиеся центрами хранения ценного генофонда, таким образом заповедные территории служат надежной базой для охраны редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и животных, занесенных в «Красную книгу СССР». Мы считаем, что ВНИИ охраны природы с заинтересованными научными учреждениями должен изучить, все ли виды растений и животных, занесенных в «Красную книгу СССР», охраняются в заповедниках или отдельные виды остались за их пределами.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. Реликты Восточного Закавказья. Баку: АзФАН, 1940. 44 с. — *Красная* книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с. — *Сафаров И. С.* Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. 312 с. — *Сафаров И. С.* «Красная книга СССР» и охрана природы. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 10, с. 1507—1511. — *Сафаров И. С.* Растительные сообщества с редкими видами растений в АзербССР. Охрана редких растительных сообществ. — В кн.: Сб. науч. трудов. М.: ВАСХНИЛ, 1982, с. 69. — *Соколов С. Я.*, *Связева О. А.* География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 39 с. — *Федоров Ан. А.* Влажные тропические леса Китая. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 10, с. 1385—1408.

И. С. Сафаров.

Институт ботаники АзССР,
Баку.

Получено 23 VII 1985.

ХРОНИКА

УДК 502.75 (23.03) (063)

IX ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ИЗУЧЕНИЮ, ИСПОЛЬЗОВАНИЮ И ОХРАНЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА ВЫСОКОГОРИЙ

(Пос. Сосновка Елизовского района Камчатской области, 22—28 VII 1985)

V. YU. BARKALOV, D. F. YEFREMOV, L. I. IVANINA, S. S. KHARKEVITCH. THE IXTH ALL-UNION CONFERENCE ON THE INVESTIGATION, USE AND PROTECTION OF THE HIGH-MOUNTAIN PLANT WORLD (S. SOSNOVKA, YELIZOVSKY REGION OF KAMCHATKA DISTRICT, 22—28 VII 1985)

22—28 VII 1985 г. в пос. Сосновка Елизовского р-на Камчатской обл. проходило IX Всесоюзное совещание по изучению, использованию и охране растительного мира высокогорий, посвященное 250-летию со дня ботанического изучения Камчатки и Дальнего Востока (ДВ) С. П. Крашенинниковым.

Совещание было созвано Биолого-почвенным институтом ДВНЦ АН СССР (БПИ), Всесоюзным ботаническим обществом (ВБО), Научным советом АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и проведено на базе Камчатской государственной областной сельскохозяйственной опытной станции и Камчатской лесной опытной станции ДальНИИЛХ (КамчЛОС). В подготовке и проведении совещания приняли участие Кроноцкий государственный заповедник, Камчатское отделение ВБО и Камчатское областное управление лесного хозяйства.

Выбор Камчатки для проведения совещания не случаен. Для полуострова характерны высокогорный рельеф с наивысшей точкой в регионе — вулканом Ключевская Сопка (4750 м над ур. м.), активная вулканическая деятельность, динамичность растительного покрова, высокая мера общности арктоальпийской и арктической флор. Дополнительными мотивами явились удобство ознакомления в регионе с растительным миром высокогорий, а также приближающаяся знаменательная дата — 250-летие с начала ботанического изучения Камчатки и региона (1737 г.).

Совещание привлекло внимание широкого круга ботаников и специалистов смежных наук, занимающихся изучением флоры и растительности высокогорий и работающих над проблемами хозяйственного использования высокогорий. В совещании участвовало около 140 человек, представлявших 37 учреждений, вузов, заповедников и общественных организаций из 27 городов РСФСР, УССР, АрмССР, ТаджССР, КиргССР, КазССР и ЭССР. Самой представительной была делегация дальневосточников. Как отмечали многие выступающие, существенно изменился по сравнению с предыдущими совещаниями возрастной состав участников, что свидетельствует о большом интересе молодых научных кадров к проблемам высокогорий. К сожалению, по ряду причин в совещании не приняли участия ботаники Новосибирска и Азербайджана; немногочисленной была и делегация Украины.

На 5 заседаниях заслушаны 28 докладов. Участники совещания ознакомились также с 26 стендовыми докладами. В общей сложности это составляет около половины заявленных докладов, по которым опубликованы тезисы. Доклады охватывали тематику всех намеченных Оргкомитетом направлений: флористика, фитоценология, экология растений и их сообществ, растительные ресурсы и охрана растительного мира.

Приводим перечень заслушанных на совещании докладов по разделам. Изложение докладов не приводится, так как по большинству из них опубликованы тезисы (Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий. Тезисы докладов IX Всесоюзного совещания по флоре и растительности высокогорий). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. 208 с.).

Флоре высокогорий было посвящено 10 пленарных и 8 демонстрационных докладов.

С. С. Харкевич (БПИ, Владивосток) выступил с двумя докладами. В первом он осветил состояние и задачи изучения таксономического состава и географического распространения сосудистых растений в высокогорьях СДВ, во втором — источники и пути становления высокогорных флор региона. **А. И. Галушко** (Ставропольский педагогический ин-т) рассказал о современных неантропогенных изменениях во флоре Эльбруса и тенденциях флорогенеза в высокогорье Центрального Кавказа. **И. Б. Вышин** (БПИ, Владивосток) охарактеризовал состав и распространение сосудистых растений высокогорий Сихотэ-Алиня. **М. С. Байтенов** (Ин-т бот. АН КазССР, Алма-Ата) выступил с докладом «Высокогорная флора Северного Тянь-Шаня». **У. К. Маматкулов** (Ин-т бот. АН ТаджССР, Душанбе) рассказал о высокогорном элементе в бриофлоре Средней Азии. **С. С. Иконников** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, БИН, Ленинград) осветил особенности высокогорной флоры Памира, Бадахшана и Алайской долины. **Р. И. Гагнидзе** (Ин-т бот. АН ГССР, Тбилиси) рассмотрел вопросы флорогенеза высокогорных флороценотических комплексов Большого Кавказа исходя из кариофлористических данных. **Л. И. Иванина** (БИН) свой доклад посвятила генетическим связям высокогорных видов родов *Pennelianthus* и *Pedicularis*. **Т. К. Мардалейшвили** (Ин-т фармакохимии АН ГССР, Тбилиси) рассказал о субнивальном флористическом комплексе южного склона Большого Кавказа и показал его связи с аналогами гор северного полушария.

Демонстрационные доклады по этому разделу были посвящены динамике численности фитотрофных паразитных пиреноспоровых и гифальных грибов в высокогорьях Армении (**Л. Л. Осипян**, Ереванский государственный университет); почвенным грибам подгольцового пояса хр. Джугджур (**Л. Н. Егорова**, БПИ); роду *Stereocaulon* на СДВ (**А. В. Домбровская**, Полярно-Альпийский ботанический сад, Кировск); высокогорной флоре Терскей-Ала-Тоо (**Р. А. Айдарова, Б. А. Султанова**, Ин-т биологии АН КиргССР, Фрунзе); флоре и растительности высокогорных озер Даралагеза (**А. М. Барсегян**, Ин-т бот. АН АрмССР, Ереван); основным чертам высокогорной флоры южного нагорья Грузии (**Л. С. Хинтибидзе**, Ин-т бот. АН ГССР); высокогорным норичникам (*Scrophularia*) (**Э. Ц. Габриэлян**, Ин-т бот. АН АрмССР); составу и распространению видов рода *Scilla* в высокогорьях Западной и Средней Азии (**Е. В. Мордак**, БИН).

По разделу растительности высокогорий заслушано 6 пленарных и 10 демонстрационных докладов. **Ю. И. Манько** (БПИ) свой доклад посвятил подгольцовым лесам из ели аянской и некоторым чертам их динамики. **А. Т. Науменко** (Кроноцкий государственный заповедник, Елизово Камчатской обл.) рассмотрел структуру фитоценозов высокогорий Восточного флористического района Камчатки в очагах активного вулканизма. **В. И. Готванский** (Амурский комплексный НИИ ДВНЦ АН СССР, Благовещенск) проанализировал развитие горно-тундровой растительности в связи с динамикой рельефа и климата в антропогене (на пространстве от Джугджура до Сихотэ-Алиня). **С. Ю. Гришин** (БПИ) охарактеризовал верхнюю границу леса в Ключевской группе вулканов; **Г. М. Ладыгина** (БИН) рассмотрела структуру поясности растительности гор Средней Азии. **Г. Н. Огуреева** (Московский государственный университет) осветила классификацию типов поясности гор Сибири. **А. Г. Крылов, С. В. Осипов** (БПИ) охарактеризовали растительность субальпийско-подгольцового пояса хр. Ям-Алинь. **Д. Ф. Ефремов** (КамчЛОС) охарактеризовал строение и динамику древостоев лиственницы высокогорий Камчатки, а также коснулся общих особенностей структуры и динамики высокогорных сообществ, особо подчеркнув роль вулканогенных и геоморфогенных факторов, определяющих смещение высотных границ и широтную конвергенцию арктоальпийских растительных группировок.

Демонстрационные доклады по этому разделу представили **М. Д. Алтухов, Л. Т. Горчарук** (Адыгейский пед. ин-т, Кавказский государственный заповедник, Майкоп) — об экологических особенностях высокогорной растительности Северо-Западного Кавказа; **Л. И. Рассохина, А. П. Науменко** (Кроноцкий государственный заповедник) — о месте и роли лиственницы на верхней границе леса в восточном горно-вулканическом районе Камчатки; **Б. Ф. Остапенко, С. И. Ивченко** (Харьковский с.-х. ин-т, Киевский педагогический ин-т) — о типологии лесной растительности верхнего пояса Большого Кавказа; **П. А. Хоментовский** (КамчЛОС) — о влиянии вулканических пеплопадов на развитие кедрового стланика на п-ове Камчатка; **В. И. Тупикин** (КамчЛОС) — об особенностях строения фитоценозов кедрового стланика на верхней границе его распространения в центральной части Срединного хребта на Камчатке; **Б. С. Петропавловский, Л. А. Майорова, Н. А. Чавтур** (Тихоокеанский ин-т географии, ТИГ ДВНЦ АН СССР, Владивосток) — о материалах по высокогорной растительности Краснореченского перевала и горы Поднебесной в Приморском крае; **Е. А. Волкова** (БИН) — о типах высокогорной растительности Монгольского и Гобийского

Алтая; **Р. Н. Ионов** (Ин-т биол. АН КиргССР) — о поясности растительности северного макросклона Киргизского Ала-Тоо; **Л. П. Лебедева** (Ин-т биол. АН КиргССР) — об основных чертах структуры растительности среднетравных субальпийских лугов северной Киргизии.

По разделу экологии высокогорных растений и их сообществ рассмотрены 4 пленарных и 6 демонстрационных докладов. **Г. Ш. Нахуцрищвили, Т. А. Гамкрелидзе, Г. М. Санадирадзе, А. К. Чхиквадзе, З. Г. Гамцемлидзе** (Ин-т бот. АН ГССР) осветили результаты экологических исследований на верхнем пределе высокогорных экосистем Центрального Кавказа. **В. Н. Павлов** (МГУ) показал особенности растений в экстремальных условиях высокогорий Средней Азии. **С. Г. Шиятов** (Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск) рассказал об экологических типах верхней границы леса на Урале. **В. В. Крючков** (Кольский филиал АН СССР, Апатиты) охарактеризовал индикаторную роль верхней границы лесов в горах Кольского Севера для определения экологических параметров биосферы.

Демонстрационные доклады представили **В. Л. Морозов, Г. А. Белая** (ТИГ) — о функционировании луговых экосистем в высокогорьях приокеанических и высокоширотных районов Северо-Восточной Азии; **В. П. Коробейникова** (Ин-т экол. растений и животных) — об антропогенной деградации высокогорных лугов на Урале; **В. Г. Онипченко, В. А. Ванясин, И. В. Селезнева** (МГУ) — об экологических особенностях альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа; **М. А. Иванишвили** (Ин-т бот. АН ГССР) — о петрофитоне высокогорий восточной части Центрального Кавказа; **Н. Г. Калеткина** (Ин-т бот. АН ТаджССР) — о структуре, ритмике и продуктивности высокогорных фитоценозов Гиссарского хребта; **Т. Г. Буч** (БПИ) — о типах плодов и способах диссеминации высокогорных растений СДВ.

По разделу растительных ресурсов обсуждено наименьшее число докладов. **Г. Н. Андреев** (Полярно-Альпийский бот. сад) подвел итоги интродукционного изучения флоры высокогорий СССР в Полярно-Альпийском ботаническом саду. **Д. Ф. Ефремов** (КамчЛОС); **Н. С. Карпухин** (Камч. обл. управ. лесн. хоз.) изложили принципы охраны и использования ресурсов высокогорий Камчатки.

Демонстрационный доклад **Т. А. Проскурниковой, А. С. Лайвант, А. А. Ясыновой, Е. Н. Трифоновой** (Ин-т биол. АН КиргССР) был посвящен показу влияния антропогенного воздействия на продуктивность доминантов высокотравных и низкотравных субальпийских лугов Тянь-Шаня.

Проблеме охраны высокогорных растений и их сообществ было посвящено 3 пленарных и 2 демонстрационных доклада. **В. Н. Голубев, Е. Ф. Молчанов** (Никитский ботанический сад, Ялта) сообщили о редких растениях и растительных сообществах высокогорий Крыма и их охране. **В. Е. Восканян** (Отдел охраны природы Армении ВНИИ охраны природы и заповедного дела, Ереван) показал богатство и своеобразие высокогорной флоры и растительности Армянской ССР и наметил задачи по их охране и рациональному использованию. **В. И. Комендар, В. В. Кричфалуший** (Ужгородский государственный университет) охарактеризовали биоморфологические особенности, географическое распространение, состояние и задачи охраны редких ранневесенних растений высокогорий Украинских Карпат.

С. А. Литвинская (Кубанский государственный университет, Краснодар) демонстрационный доклад посвятила урочищу «Каменное море» как уникальному резервату высокогорной флоры Северо-Западного Кавказа. **А. А. Таран** (Лазовский государственный заповедник, с. Лазо, Приморский край) рассказал о местонахождении микробиоты перекрестнопарной в заповеднике.

Вне программы были заслушаны 2 доклада.

Х. Х. Трасс (Тартуский государственный университет) в докладе «Лихеноиндикационное картирование степени загрязненности атмосферного воздуха в условиях высокогорий (на примере Хамар-Дабана)» показал сложность выделения четких зон различной степени загрязненности атмосферного воздуха при лихеноиндикации в условиях высокогорий ввиду мозаичности сочетаний экологических факторов, в том числе и различий в движении аэровыбросов. Так, в горных лесах Хамар-Дабана на высотах 1000—1400 м над ур. м. после чистых участков снова фиксируются загрязненные в связи с повышенной концентрацией в этом высотном поясе водяных паров с образованием туманов и осаждением на растительности токсикантов. На закартированной площади в 720 км^2 выделены сильнозагрязненные (15 км^2), среднезагрязненные (140 км^2), слабозагрязненные (226 км^2) и незагрязненные (52 км^2) участки.

Т. К. Горышина (Ленинградский государственный университет), **Г. Ш. Нахуцришвили, Л. Д. Хецуриани** (Ин-т бот. АН ГССР) в докладе «Особенности фотосинтетического аппарата (ФА) листа у высокогорных растений в сравнении с растениями других биомов» показали большую роль экологической пластичности фотосинтетических структур, в том числе тканей мезофилла, пластидного аппарата клетки и листа и пигментной системы в адаптации продукционной деятельности растений к условиям местообитаний. При сравнении этих параметров у растений различных биомов прослеживаются определенные линии экологической адаптации. Для высокогорных растений (материалы по Центральному Кавказу) характерны гелио- и ксерофильные черты ФА: большая плотность пластид в клетке и на единицу площади листа, с чем связана высокая фотосинтетическая способность, мелкие размеры хлоропластов, низкое содержание в них хлорофилла и др. Пластичность ФА служит одним из путей адаптации микропопуляций вида к различным микроместообитаниям субнивального пояса. В отличие от естественных адаптивных изменений ФА в экстремальных условиях, в частности при антропогенных стрессовых влияниях (пастбищная перегрузка), не происходит компенсаторных изменений ФА, что ведет к резкому ослаблению фотосинтетической способности растений.

В начале общей дискуссии кураторы разделов программы выступили с обзорами стендовых докладов.

В обсуждении докладов приняли участие около 30 человек. Было высказано много пожеланий в отношении дальнейшей работы комиссии, подготовки и проведения совещаний.

Х. Х. Трасс отметил на совещании недостаточное внимание к вопросам классификации высокогорной растительности, что весьма важно в связи с подготовкой 20-томной сводки по растительности СССР. Мало было представлено также докладов по охране растительного мира высокогорий. Отмечено, что один Кроноцкий заповедник не обеспечивает охраны уникальной природы Камчатской обл. Необходимо создать заповедник в Центральной Камчатской депрессии. Отрадным являются высокий научный уровень и актуальность заслушанных докладов, появление в регионе молодых кадров лихенологов.

А. И. Галушко указал на целесообразность подготовки и издания карт ареалов высокогорных видов. Он отметил также, что при проведении анализа высокогорных флор не следует ограничиваться только географическим анализом, надо дополнять его и генетическим анализом. Он обратил внимание также на необходимость изучения в более широких масштабах растительных ресурсов высокогорий, их использования и охраны.

Л. В. Бардунов (Сибирский ин-т физиологии и биохимии растений, Иркутск) высказал пожелание о включении в программу следующих совещаний большего числа докладов по низшим растениям. Исходя из необходимости принятия мер по охране растительного мира высокогорий **В. И. Грубов** (БИН) рекомендовал подготовить к следующему совещанию обоснование для охраны территорий в горных районах страны. **В. В. Крючков, М. Д. Алтухов** (Адыгейский пед. ин-т) отметили, что уделяется мало внимания изучению влияния на растительный мир высокогорий антропогенных и техногенных факторов.

На вопросах методики исследований остановились **В. Н. Павлов** и **Б. И. Семкин** (ТИГ), предлагая расширить стационарные исследования и более широко применять в обработке материалов математические методы.

С. С. Харкевич обратил внимание на необходимость вынесения на совещание проблемных вопросов, предварительно подготовленных путем заказных докладов. Высказано пожелание публикации обзоров по итогам и задачам изучения, использования и охраны растительного мира всех 8 высокогорных регионов страны.

Участники совещания смогли поближе познакомиться с удивительным растительным миром высокогорий Камчатки, побывав в трехдневных экскурсиях на вулкане Авача, вблизи Петропавловска-Камчатского, и на сопке Плоской, в окрестностях пос. Козыревск. Там же участники совещания познакомились с некоторыми опытными работами КамчЛОС по изучению и обогащению лесов Центральной Камчатской депрессии.

Дополнением во время экскурсий к знакомству с природой Камчатки явился просмотр замечательных полотен, воспевающих местную природу, камчатского палеоботаника Челебаевой, развернутых на выставке для участников совещания в Камчатском областном краеведческом музее.

Знаменательным явилось проведение совещания на базе Камчатской государственной областной сельскохозяйственной опытной станции, создающее предпосылки для комплексного решения вопросов использования и охраны растительного мира высокогорий.

Впервые проведенное на СДВ IX совещание дало участникам большой материал для сравнительного изучения высокогорий Камчатки ввиду их специфики (сильное влияние флор сопредельных территорий, стык материка и Тихого океана, большая роль арктотретичного элемента, наличие всех стадий становления высокогорной флоры в связи с интенсивностью современной вулканической деятельности); кроме того, был поставлен вопрос о подготовке и публикации обзоров по итогам и задачам ботанического изучения высокогорий СССР: Хибин, Украинских Карпат, Крыма, Кавказа, Урала, Средней Азии и Казахстана, Сибири, а также высокогорий СДВ.

В качестве новых аспектов обсуждаемой проблемы, выдвинутых в докладах и выступлениях, намечены изучение влияния вулканической деятельности, которая в результате пеплопадов оказывает специфическое действие на растительность, в том числе и на динамику верхней границы леса; высокого участия в образовании высокогорных флор региона арктоальпийского элемента, обусловленного орографией (субмеридиональное простирание горных систем, отсутствие покровного оледенения и т. п.); возрастающей степени диалектического смыкания высокогорной и арктической флор по мере движения с юга на север.

Отмечено, что за время, прошедшее после VIII Всесоюзного совещания, продолжались плодотворные работы по изучению флоры и растительности высокогорий в различных регионах страны. Проведена Всесоюзная конференция «Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей» на базе Полярно-Альпийского ботанического сада-института (Апатиты, 1984). Опубликован ряд ценных сводок по флоре и растительности высокогорий Урала, Сибири, Кавказа, Средней Азии и СДВ.

На СДВ под эгидой Дальневосточного отделения Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» интенсивно изучается высокогорная флора Сихотэ-Алиня, Камчатки, Ям-Алиня, Джугджура и других районов. В то же время имеются ещё недостаточно исследованные районы в Амурской обл., Хабаровском крае и на о. Сахалин. Заслуживают одобрения принятые меры по усилению изучения лишайников региона, являющихся важным элементом в кормовом рационе северного оленя.

В связи с завершением первого этапа исследований высокогорий и проведением совещаний во всех регионах страны высказано мнение о необходимости перехода на более высокий уровень организации исследований, в частности усиления роли стационарных исследований, укрепления материально-технической базы функционирующих стационаров, подготовки к очередным совещаниям проблемных докладов, например касающихся вопросов научно-методических основ классификации высокогорной растительности, устойчивости высокогорных растений и их группировок к природным и антропогенным воздействиям, а также вопросов состояния и задач охраны растительного мира высокогорий.

С целью содействия выполнению Продовольственной программы и в свете установок ЦК КПСС на всемерное ускорение научно-технического прогресса в народном хозяйстве страны совещание признало первейшим долгом ботаников и всех лиц, связанных с использованием растительного мира высокогорий, исследование проблем, имеющих важное народнохозяйственное значение, а именно: рациональное использование высокогорий как кормовой базы для животноводства, выявление ценных лекарственных, пищевых, декоративных и других полезных растений и разработка мероприятий по введению их в культуру, выяснение устойчивости, средообразующей и средостабилизирующей роли высокогорных лесов и установление норм и способов пользования ими, изучение антропогенных изменений в высокогорных экосистемах, использование высокогорий для рекреации, туризма.

В числе фундаментальных проблем первостепенное значение имеют изучение адаптации высокогорных растений, устойчивости и динамики растительных группировок разных типов высокогорной растительности в естественных условиях и под влиянием антропогенных воздействий, продукционных процессов в жестких условиях внешней среды, динамики верхней границы леса, флорогенеза в высокогорных системах разных регионов.

С 1958 г. ботаники провели большую работу по изучению, разработке мер использования и охране растительного мира высокогорий страны, позволившую подготовить монографические сводки по итогам и задачам дальнейшего ботанического изучения всех высокогорий страны с целью перехода на новый этап работы по классификации, изучению стойкости видов и их группировок, использованию растительных ресурсов и охраны генофонда растений.

На совещании была подчеркнута необходимость дальнейшего развития работ по изучению флоры низших и высших растений, картированию и классификации растительности высокогорий, отмечена потребность в обобщающих сводках по отдельным горным системам и по типам растительности, особенно в Сибири и на СДВ.

Кроме этого, участники совещания с интересом ознакомились с научными результатами изучения флоры и растительности высокогорий на СДВ. Оно рекомендовало Дальневосточному отделению Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» усилить координацию в изучении флоры и растительности высокогорий, обратив внимание на расширение географических рамок исследований, организацию стационарных работ по изучению высокогорной растительности, а также на решение следующих проблем: флорогенез в вулканических областях, флористическое и географическое районирование высокогорий, динамика верхней границы леса в различных районах СДВ под влиянием естественных и антропогенных факторов, разработка путей и способов использования и охраны высокогорных флоры и растительности. С удовлетворением отмечен выход в свет тома I сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», содержащей большую информацию и по высокогорным растениям.

Совещание обратилось с просьбой в Камчатский обком КПСС и Президиум ДВНЦ АН СССР рассмотреть вопрос о создании в ближайшей перспективе на Камчатке структурного подразделения АН СССР по изучению биологических (ботанических) ресурсов в связи с отсутствием в Камчатской обл. учреждения академического профиля биологического направления, а также к Президиуму ДВНЦ АН СССР и к руководству БПИ опубликовать основные материалы совещания в виде тематического сборника, для подготовки которого создана редколлегия.

Была принята резолюция, разосланная всем заинтересованным учреждениям, вузам и организациям.

Участники совещания выразили благодарность Биолого-почвенному институту ДВНЦ АН СССР, Камчатской областной государственной сельскохозяйственной опытной станции, Камчатской лесной опытной станции за подготовку и обеспечение успешного проведения совещания и ботанических экскурсий, глубокую признательность Камчатским обкому КПСС и облисполкому и руководству Елизовских районных партийных и советских организаций за внимание и предоставленную возможность ознакомиться с природой и достижениями народного хозяйства области, за помощь в подготовке и проведении совещания.

В. Ю. Баркалов, Д. Ф. Ефремов, Л. И. Иванина, С. С. Харкевич.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Камчатская лесная опытная станция
Дальневосточного н.-и. института лесного хозяйства,
Петропавловск-Камчатский,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 XII 1985.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) (571.6/64)

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВБО В 1985 г.

V. P. SELEDETS. PRYMORYE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN 1985

Юбилейный 1985 г. — 40-летие победы советского народа в Великой отечественной войне, 125-летие со дня основания г. Владивостока — отмечен значительными успехами ботаников Приморья. Приморское отделение ВБО приняло активное участие в подготовке к проведении 22—28 июля в пос. Сосновка Камчатской обл. IX Всесоюзного совещания по изучению, использованию и охране растительного мира высокогорий (председатель оргкомитета — С. С. Харкевич, ученый секретарь — В. Ю. Баркалов, Биолого-почвенный институт дальневосточного научного центра АН СССР — БПИ). На Дальнем Востоке подобное совещание проведено впервые. Опубликованы тезисы докладов («Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий» / Отв. редактор С. С. Харкевич. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 208 с.). В тезисах выделены разделы: флора высокогорий (36 докладов), растительность высокогорий (36), экология высокогорных растений и их сообществ (17), растительные ресурсы высокогорий (12), охрана высокогорных растений и их сообществ (13); всего 114 докладов; кроме того, описания четырех экскурсионных маршрутов. Совещание было посвящено 250-летию с начала изучения растительного мира п-ова Камчатка и Дальнего Востока С. П. Крашенинниковым.

Важным событием для ботаников всего Дальнего Востока явился выход в свет 1-го тома фундаментальной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (отв. редактор С. С. Харкевич, редактор тома Н. Н. Цвелев. Л.: Наука, 1985. 399 с.). Сдан в издательство 2-ой том.

Состоялись очередные XXXIX Комаровские чтения, на которых заслушаны 5 докладов по палеоботанике, флористике, географии растений, геоботанике и микологии.

Проведено 7 общих собраний Приморского отделения ВБО, на которых обсуждены 14 докладов. Доклад **Т. А. Комаровой (БПИ)** «Длительный покой семян как адаптивная стратегия растений» — анализ состояния сравнительно молодой в нашей стране отрасли научных исследований и результаты полевых работ в лесах Сихотэ-Алиня. Показано, что способность многих видов растений серийных сообществ прорастать после длительного хранения в почве — результат эволюции. Выявлены и проанализированы факторы, способствующие и препятствующие прорастанию семян, относящихся к различным биологическим группам. В обсуждении доклада приняли участие Г. Э. Куренцова, Н. С. Шеметова, С. С. Харкевич, А. Г. Крылов, В. А. Недолужко, Л. М. Борзова, Т. Г. Буч.

Доклад **Т. Г. Буч** (БПИ) «О карпологических исследованиях на советском Дальнем Востоке» — итог многолетних исследований. Рассмотрены этапы развития карпологии в СССР и за рубежом, дан анализ различных карпологических классификаций, обобщены результаты собственных карпологических исследований ряда конкретных флор региона. Известность и практическое применение получила книга Т. Г. Буч, Н. Н. Качуры, В. Д. Швыдкой, Е. Р. Андреевой «Сорные растения Приморского края и меры борьбы с ними» (Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1981. 255 с.). Карпология успешно развивается в Дальневосточном государственном университете (ДВГУ) и ряде научно-исследовательских учреждений. В обсуждении доклада приняли участие Г. Э. Куренцова, Т. А. Комарова, С. С. Харкевич.

«Основные направления создания островного ботанического сада» (**К. В. Мигин**, Дальневосточный государственный морской заповедник — ДВГМЗ — Института биологии моря ДВНЦ АН СССР) — это взгляд в будущее ботаники. Мечта о ботаническом саде на о. Попова в заливе Петра Великого родилась одновременно с замыслом создания ДВГМЗ. Заповедник этот получил широкую известность в нашей стране и за рубежом. Он уникален. Островной ботанический сад — необходимое дополнение к морскому заповеднику. Он поможет решать такие вопросы, как эксперименты в природе, дублирование охраняемого генофонда, размножение редких и исчезающих видов растений. Подробно рассмотрены принципы создания островного ботанического сада, природные особенности выделенной территории, функциональное зонирование ботанического сада (коллекционный участок, экспериментальные участки и опытные плантации, питомники и прочие территории). В обсуждении доклада приняли участие Г. Э. Куренцова, Т. И. Нечаева, В. Ф. Макиенко, Т. Г. Буч, Ю. И. Манько, С. С. Харкевич, Ю. Д. Чугунов, А. Г. Крылов.

«Ботанические впечатления о поездке в Польшу» (**С. С. Харкевич,** БПИ) — неформальный отчет докладчика о поездке в братскую социалистическую страну, где он прочитал лекции о растительном мире советского Дальнего Востока, ознакомился с центрами польской ботанической науки: Институтом ботаники и Институтом охраны природы Польской Академии Наук, Ботаническими садами Ягеллонского и Варшавского университетов, Татранским и Ойцовским национальными парками, Музеем В. И. Ленина, другими историческими местами и природными достопримечательностями.

«Природа Комсомольского заповедника» (**В. М. Ван**, БПИ) — история основания и изучения природы заповедника (растительного и животного мира, влияния антропогенных факторов). По докладу выступили Н. С. Шеметова, Н. С. Пробатова, Н. С. Павлова, В. Ю. Баркалов.

Доклад **Т. И. Нечаевой** (ДВГУ) «Дополнение к флоре Владивостока» — яркая история быстрого обогащения флоры п-ова Муравьева-Амурского за счет заноса видов растений различного географического происхождения. Всего 3 года прошло после опубликования «Определителя растений окрестностей Владивостока» Д. П. Воробьева (Л.: Наука, 1982. 254 с.), а в составе местной флоры выявлены уже 86 ранее не известных здесь видов растений. Рассмотрены пути проникновения заносных видов растений, этапы внедрения их в растительный покров, эколого-биологические особенности заносных видов, их хозяйственное и научное значение. Все выступившие (Н. С. Пробатова, А. Е. Кожевников, В. А. Розенберг, Т. А. Буч) подчеркнули исключительную актуальность проведенного исследования, единодушно высказались за углубление и расширение работ такого рода.

В докладе «Сравнительно-систематический анализ макрофитов Северной Пацифики» **И. С. Гусарова** (Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР) изложила историю изучения альгофлоры северной части Тихого океана, ее таксономический состав, распределение по биогеографическим подразделениям, метод исследования парциальных флор Б. А. Юрцева—Б. И. Сёмкина, результаты математической обработки данных, их интерпретацию в связи с физико-географической характеристикой Северной Пацифики, температурным, гидрологическим и гидрохимическим режимами.

Б. И. Семкин (Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР— ТИГ) в докладе «Математические методы выделения растительных ассоциаций» подчеркнул, что исследования по этой исключительно важной проблеме никогда не прекращались. Можно применять математический аппарат на разных уровнях исследования, перспективны исследования на уровне растительных сообществ. Сложность состоит в необходимости учитывать множество факторов. Разработаны новые методы математического анализа для различных целей ботанических исследований. Выступившие по докладу Т. А. Комарова, А. Г. Крылов, Ю. И. Манько указали на желательность более широкой пропаганды новых методов математического анализа.

Специальное сообщение о мерах по сохранению приморской популяции дикорастущего женьшеня сделал **Э. Р. Селезнев** (Владивостокский медицинский институт). Он указал на то, что запасы дикорастущего женьшеня приморской популяции, который особенно высоко ценится на международном рынке, быстро сокращаются. Чтобы удовлетворить потребность в женьшене, еще в 1930-х годах стали внедрять в культуру женьшень корейского происхождения. Тогда различиям между корейской культурной формой и дикорастущим местным женьшенем особого значения не придавали. В обсуждении доклада приняли участие И. С. Гусарова, Н. Г. Клочкова, А. Г. Крылов, Н. С. Павлова, Т. Н. Щетинин, С. С. Харкевич, Ю. И. Манько, З. М. Азбукина. Обсуждалось предложение организовать работу по розыску и отбору растений из приморской популяции женьшеня, из этих растений создать плантации для сохранения генофонда.

И. Ю. Коропачинский (Центральный сибирский ботанический сад, Новосибирск, СО АН СССР) рассказал о поездке в США в порядке выполнения советско-американского соглашения о совместных ботанических исследованиях. Сотрудничество продолжается 8 лет, со стороны американских ботаников была проявлена заинтересованность в успешном выполнении совместной программы. Советские ботаники во время поездки по США ознакомились с рядом ботанических учреждений, в том числе — с ботаническими садами и национальными парками.

Доклад **А. Н. Киселева** (ТИГ) «Математико-картографическое моделирование структуры и динамики растительности» — итог многолетних комплексных исследований растительности Сихотэ-Алиня, направленных на разработку методов прогнозирования изменений растительного покрова. Рассмотрены результаты математико-картографического анализа с применением специального информационного аппарата, показано прикладное значение проведенного исследования. По докладу выступили Т. А. Комарова, Ю. И. Манько, А. Г. Крылов, С. С. Харкевич.

А. Г. Крылов (БПИ) рассказал о праздновании столетия Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета. Конференция, посвященная этому юбилею, состоялась в Томске 10—12 X 1985 г. По существу это и вековой юбилей сибирской ботаники, поскольку примерно в это же время был заложен и Сибирский ботанический сад, и с тех пор ведутся непрерывные исследования по флористике, фитогеографии, геоботанике и ботаническому ресурсоведению в Сибири. Гербарий Томского университета известен в нашей стране и за рубежом как образцовый. Укреплению научного авторитета Гербария способствовала неутомимая деятельность ученицы и приемницы П. Н. Крылова Л. П. Сергиевской. С Гербарием связаны такие работы, как «Флора Алтая и Томской губернии», «Флора Западной Сибири», «Флора Забайкалья», «Флора Красноярского края».

Т. А. Безделева (БПИ) в докладе «Клейстогамия у дальневосточных фиалок» показала перспективы использования признаков клейстогамных цветков для целей таксономии и систематики. Новый подход реализован при обработке этого рода в очередном томе «Сосудистых растений советского Дальнего Востока».

«Ботанические впечатления о путешествии по Енисею» (**Т. Г. Буч, С. С. Харкевич**, БПИ) — рассказ о туристической поездке по Енисею, которая была использована для пополнения гербария БПИ, выявления новых местонахождений редких и исчезающих видов растений. Были продемонстрированы гербарные образцы и цветные диапозитивы, дающие представление о разнообразии и богатстве растительного мира Приенисейской Сибири.

В. П. Селедец.

Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 13 I 1986.

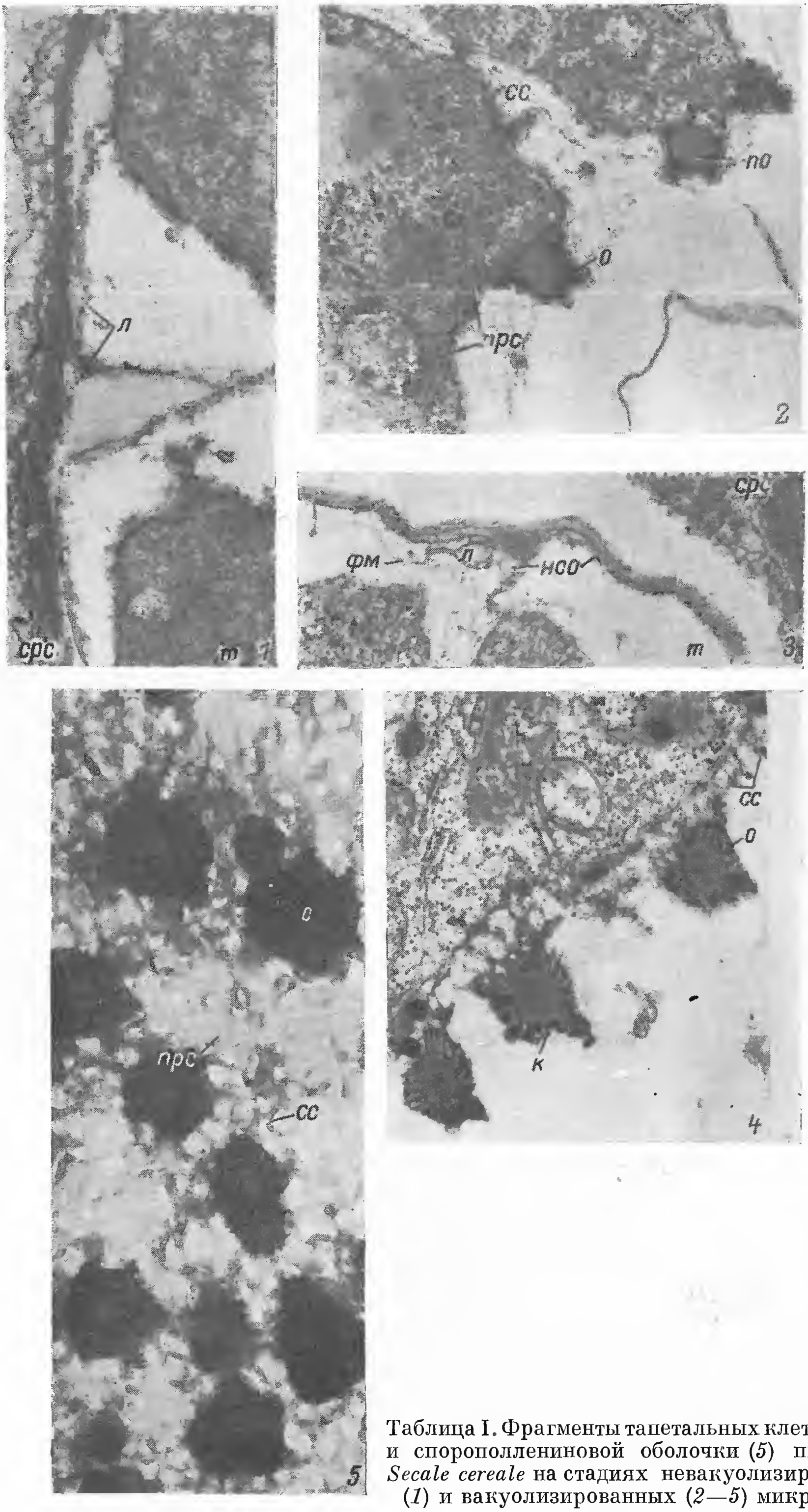


Таблица I. Фрагменты тапетальных клеток (*1*—*4*) и спорополлениновой оболочки (*5*) пыльника *Secale cereale* на стадиях невакуолизированных (*1*) и вакуолизированных (*2*—*5*) микроспор.

1, *3* — на границе со средним слоем, ×21 000; *2*, *4* — со стороны гнезда пыльника, ×21 000; *5* — вид спорополлениновой оболочки с поверхности после обработки в концентрированной серной кислоте, ×11 000. *к* — канальцы в стенке орбикулы, *л* — липиды, *нсо* — наружная тангентальная часть спорополлениновой оболочки, *о* — орбикула, *по* — проорбикула, *прс* — примембранный слой, *срс* — средний слой, *сс* — сетчатый слой, *т* — тапетум, *фм* — фибриллярный материал.

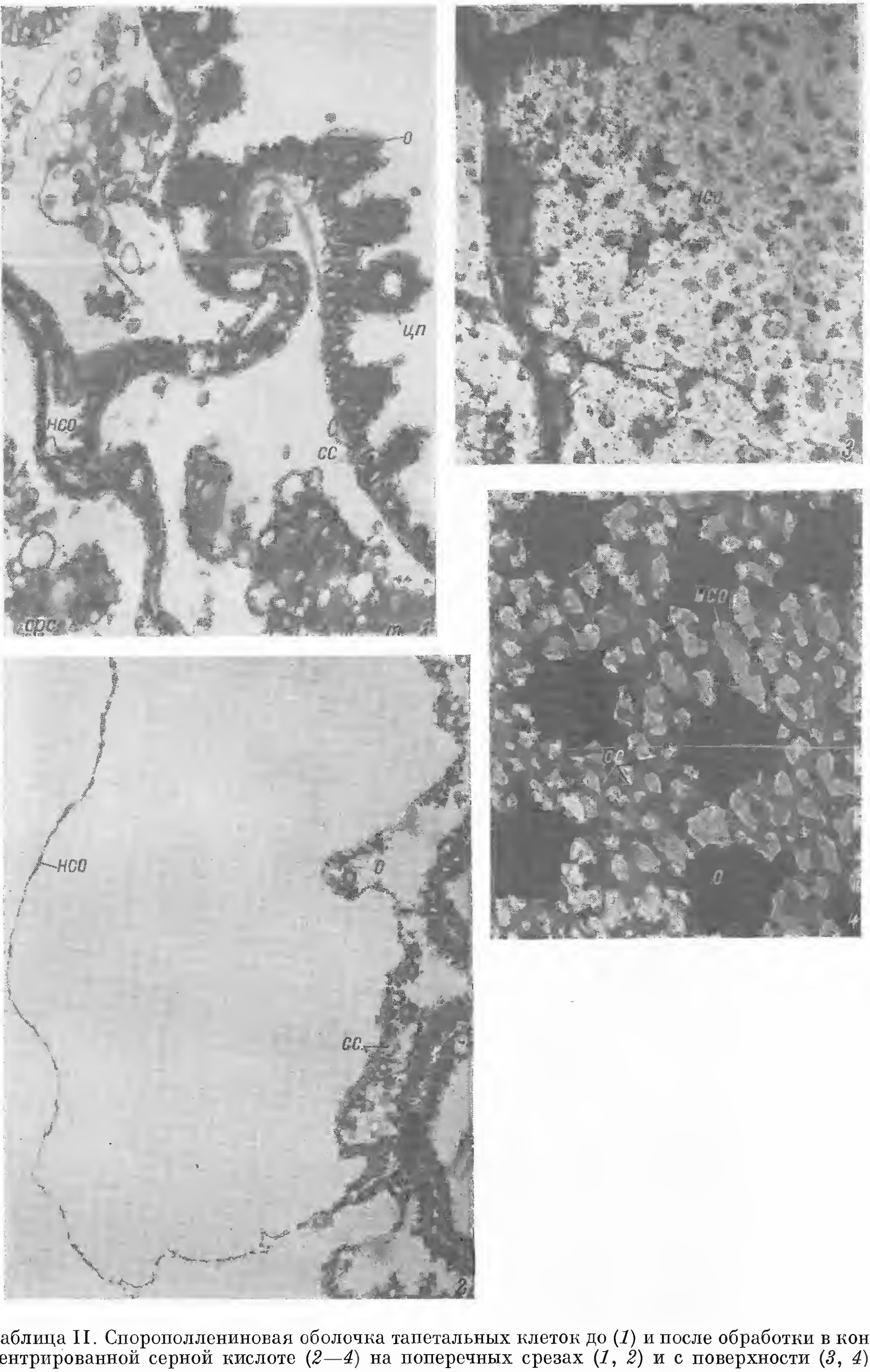


Таблица II. Спорополлениновая оболочка тапетальных клеток до (*1*) и после обработки в концентрированной серной кислоте (*2—4*) на поперечных срезах (*1*, *2*) и с поверхности (*3*, *4*).

1, *2* — две соседние клетки тапетума *Triticum aestivum* на стадии генеративной и вегетативной клеток, ×6700 и 3600; *3* — наружная тангентальная часть оболочки на стадии вакуолизации микроспор, ×2700, оболочка заходит на радиальные стенки соседних клеток (*стрелка*), на ее поверхности располагаются глобулы и наплывы спорополленина; *4* — внутренняя тангентальная часть оболочки на стадии зрелого пыльцевого зерна *Secale cereale*, ×11 200. *цп* — центральная полость орбикулы, остальные обозначения, как на табл. I.

К ст. А. А. Беляева, с. 1372

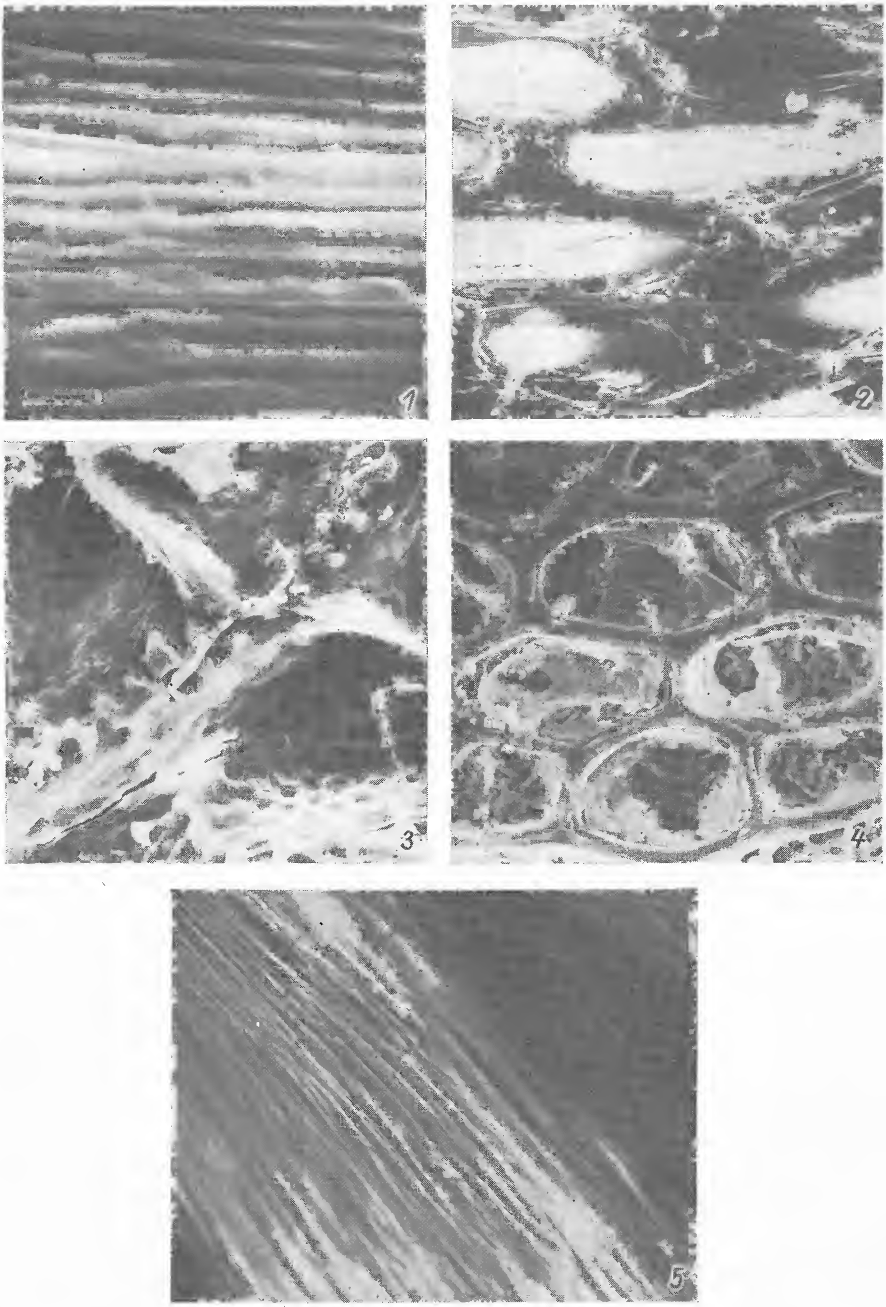


Таблица. Фрагменты поверхности семян.

В правом нижнем углу (*1*) дана масштабная линейка, соответствующая 10 мкм. *1* — *Sergia regelii*, *2* — *Sphenoclea zeylanica*, *3* — *Roella ciliata*, *4* — *Berenice arguta*, *5* — *Cephalostigma bahiense*.

К ст. Т. А. Платоновой, Г. В. Акеньшиной, О. Я. Озерецковской, с. 1378

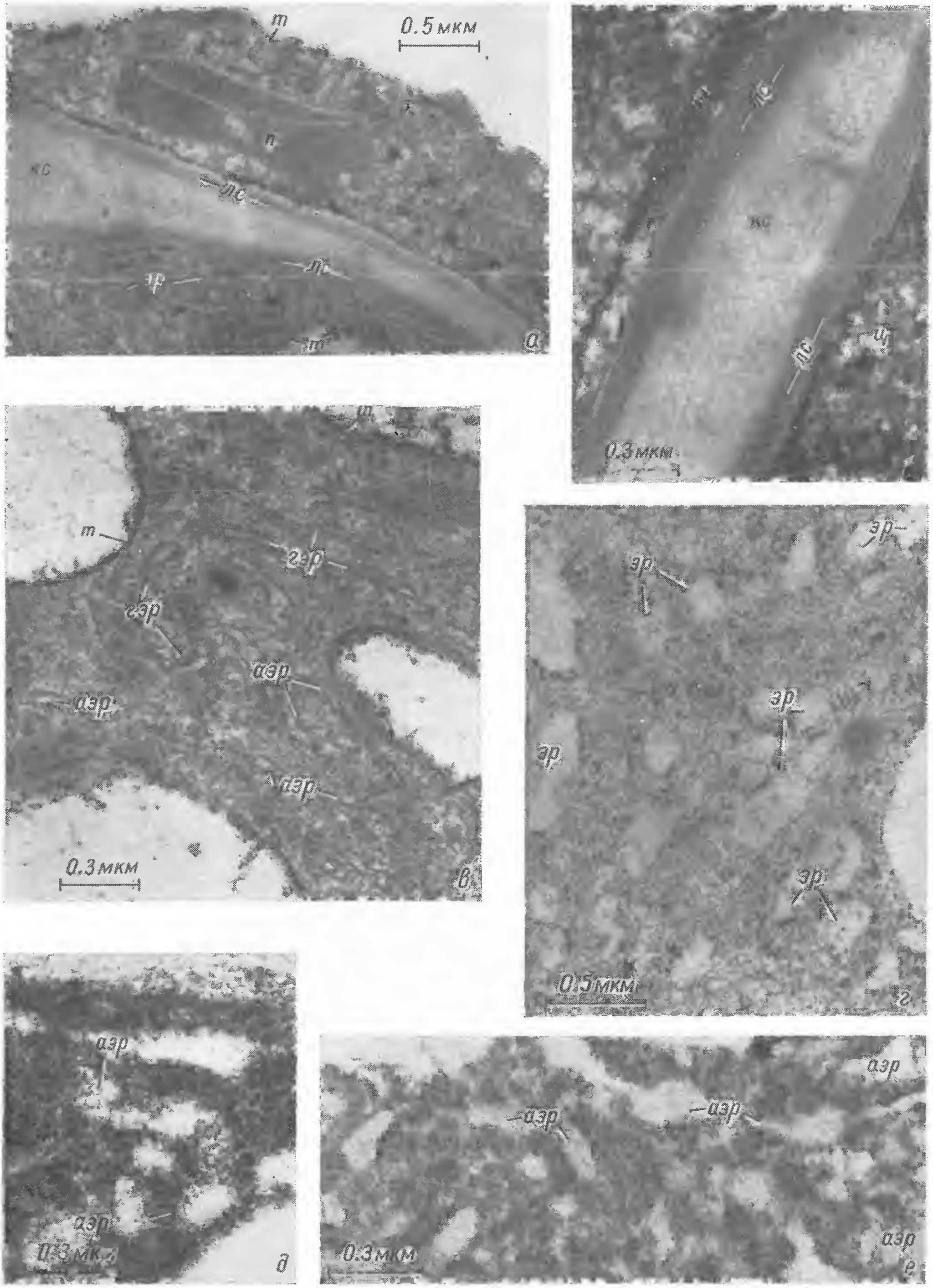


Таблица I. Фрагменты клеток из тканей дисков клубней картофеля, обработанных сенсибилизирующей дозой ЛГП-комплекса.

а, б — суберинизированные клеточные стенки; на внутренней стороне клеточных стенок видны темные ламеллы суберина (*а* — 3—4 слоя ламелл суберина через 2 сут после обработки; *б* — 8 слоев ламелл суберина через 5 сут после обработки); *в*—*е* — фрагменты цитоплазмы с элементами ЭР (*в* — в клетках контрольных дисков на 3 сут залечивания. Частичная перестройка ГЭР в АЭР; *г*—*е* — в клетках дисков, обработанных сенсибилизирующей дозой ЛГП-комплекса); трансформация ГЭР в АЭР: *г* — в клетках с электронно-прозрачной цитоплазмой через 1 сут после обработки; *д, е* — в клетках с электронно-плотной цитоплазмой через 3 сут после обработки. *п* — пластида, *т* — тонопласт, *лс* — ламеллы суберина, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *кс* — клеточная стенка, *ц* — цитоплазма.

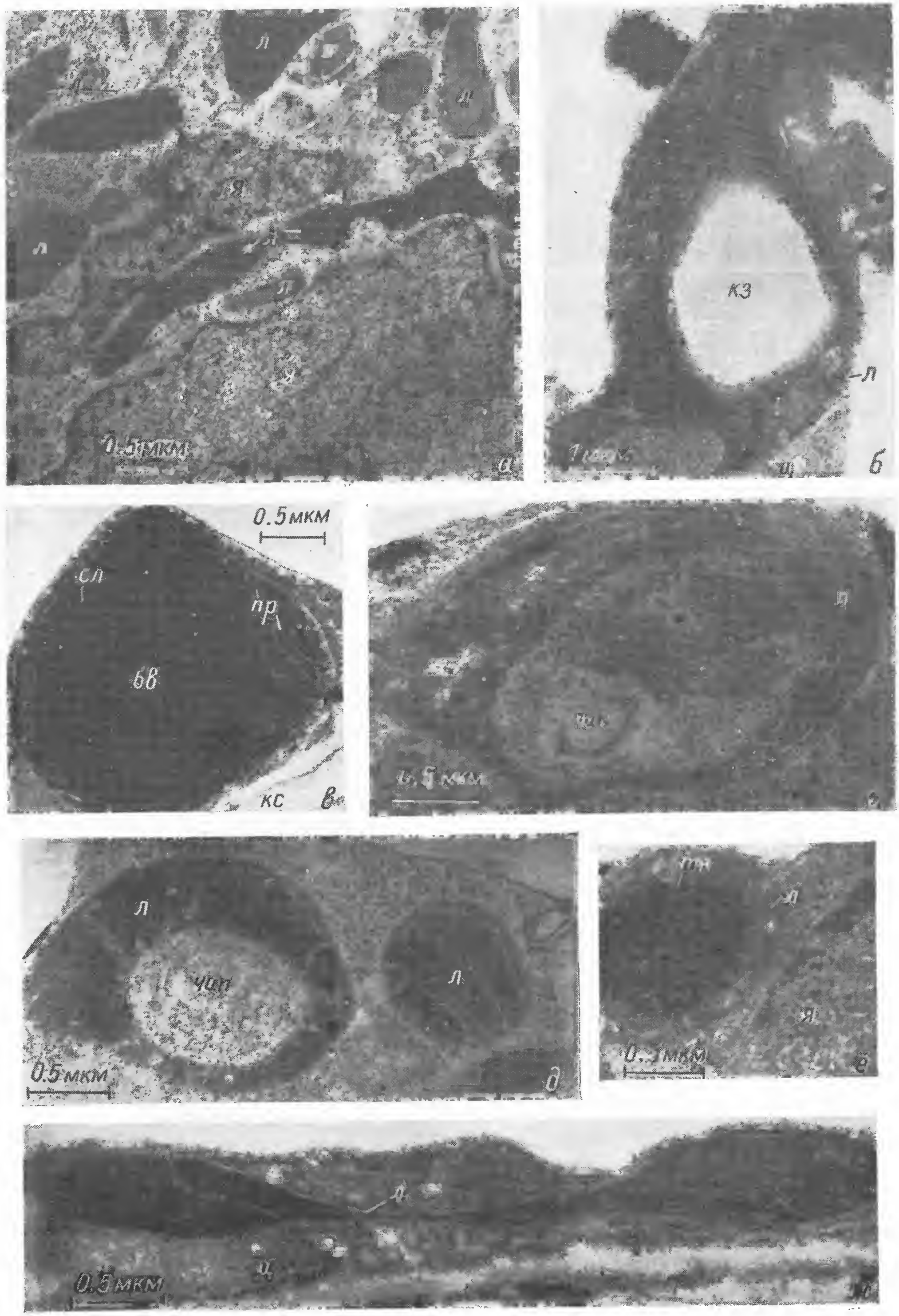


Таблица II. Полиморфные лейкопласты в клетках дисков клубней картофеля, обработанных сенсибилизирующей дозой ЛГП-комплекса:

а — скопление лейкопластов вокруг ядра; *б* — сигмовидный лейкопласт; *в* — лейкопласт с белковым включением; *г*, *д* — лейкопласты с чашевидными инвагинациями; *е* — лейкопласт с мембранным трубчатым комплексом; *ж* — лейкопласт, делящийся перетяжкой. *л* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *я* — ядро, *бв* — белковое включение, *кз* — крахмальное зерно, *сл* — строма лейкопласта, *пр* — пластидный ретикулум, *чип* — чашевидная инвагинация пластиды, *тк* — трубчатый комплекс; остальные обозначения, как на табл. I.

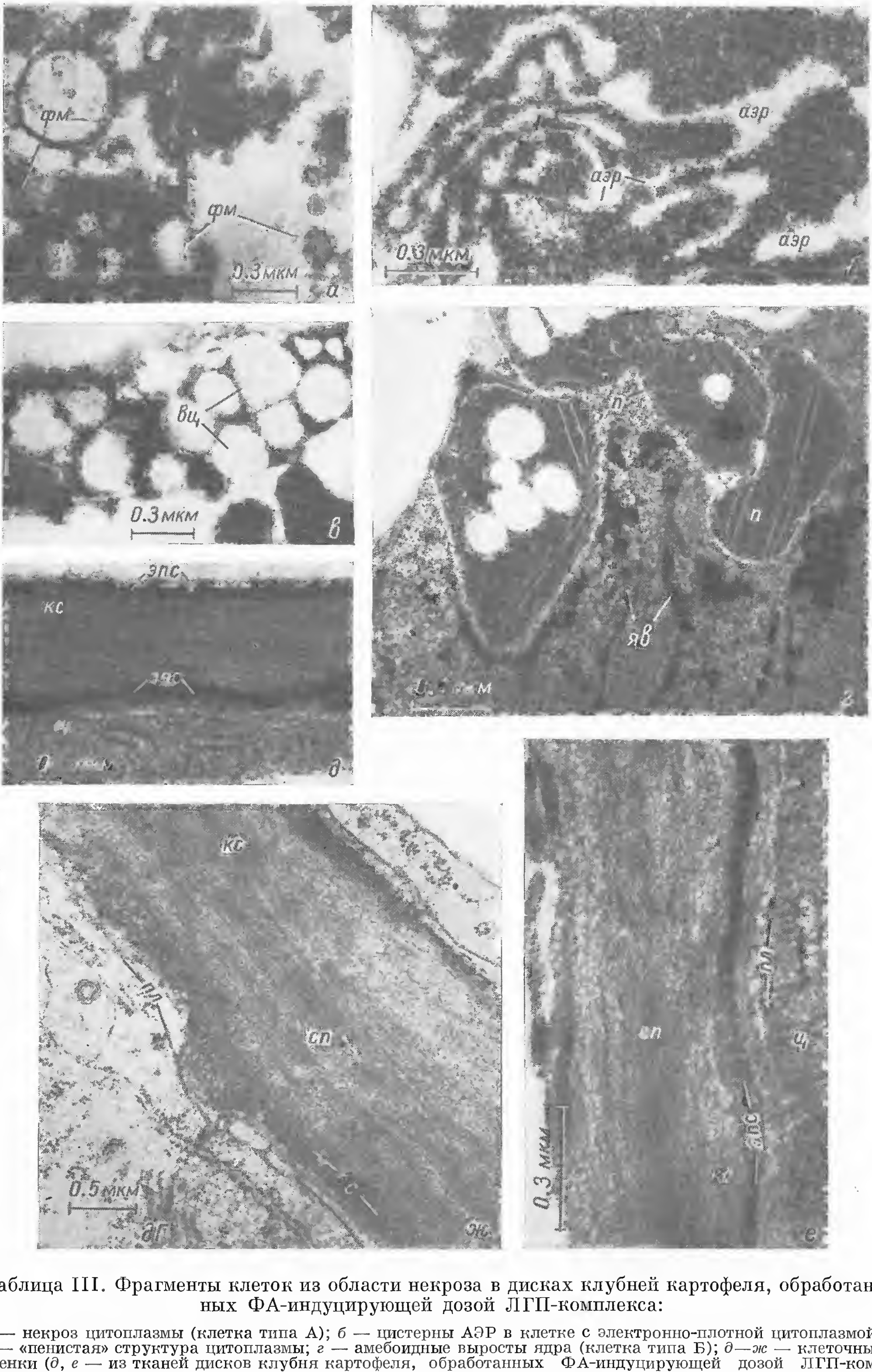


Таблица III. Фрагменты клеток из области некроза в дисках клубней картофеля, обработанных ФА-индуцирующей дозой ЛГП-комплекса:

а — некроз цитоплазмы (клетка типа А); *б* — цистерны АЭР в клетке с электронно-плотной цитоплазмой; *в* — «пенистая» структура цитоплазмы; *г* — амебоидные выросты ядра (клетка типа Б); *д—ж* — клеточные стенки (*д*, *е* — из тканей дисков клубня картофеля, обработанных ФА-индуцирующей дозой ЛГП-комплекса. Виден электронно-плотный слой клеточной стенки, соответствующий «везикулярному» слою в клетках контрольных дисков; *ж* — из тканей контрольных дисков. Виден наружный «везикулярный» слой клеточной стенки). *фм* — фрагменты мембран, *вц* — везикулообразование в цитоплазме, *яв* — ядерные выросты, *эпс* — электронно-плотный слой клеточной стенки, *пл* — плазмалемма, *сп* — срединная пластинка, *вс* — «везикулярный» слой клеточной стенки, *дг* — диктиосомы Гольджи; остальные обозначения как на табл. I и II.

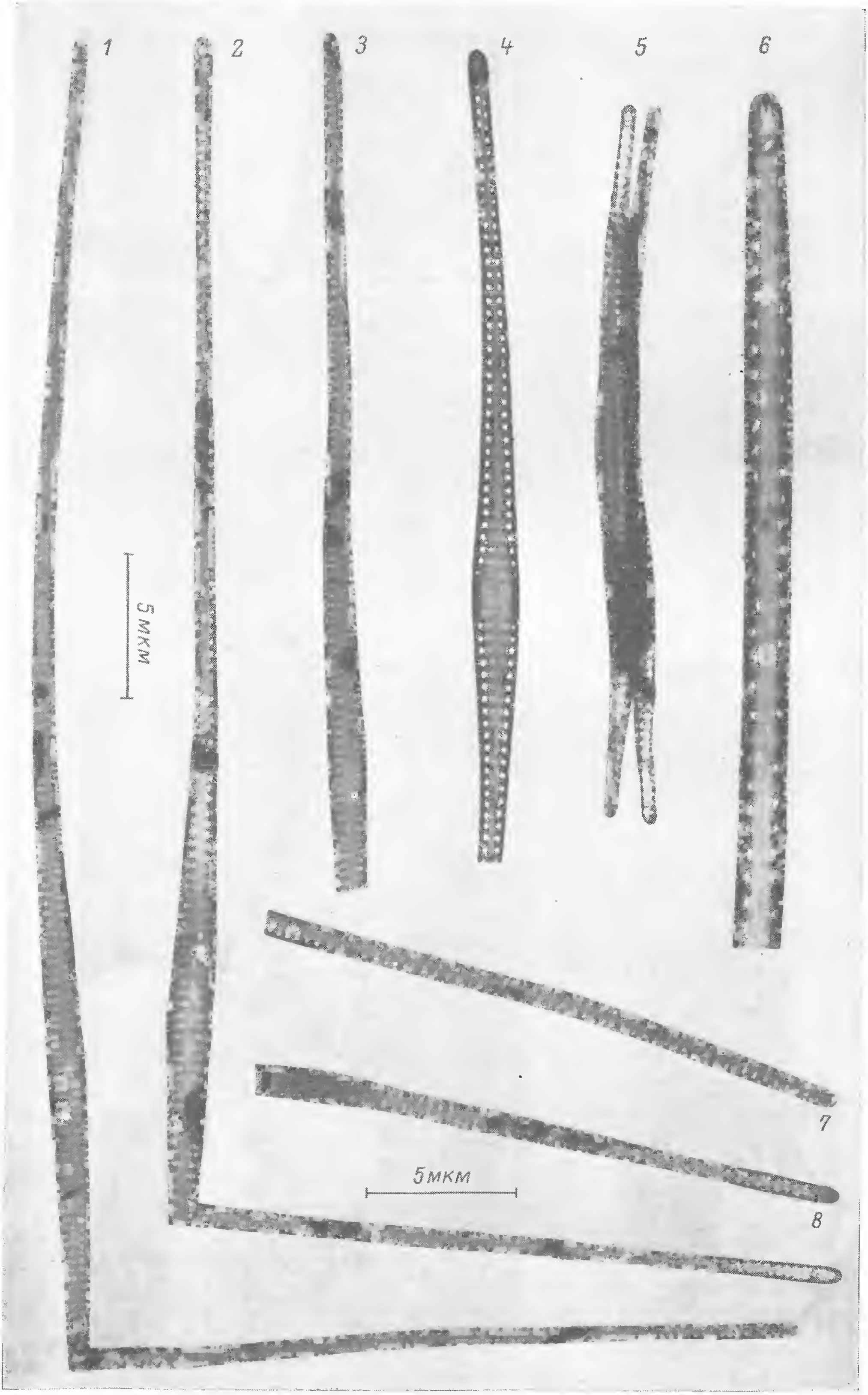


Таблица I. *Synedra koganii*.
1—5 — форма различных створок; *6—8* — концы створок.

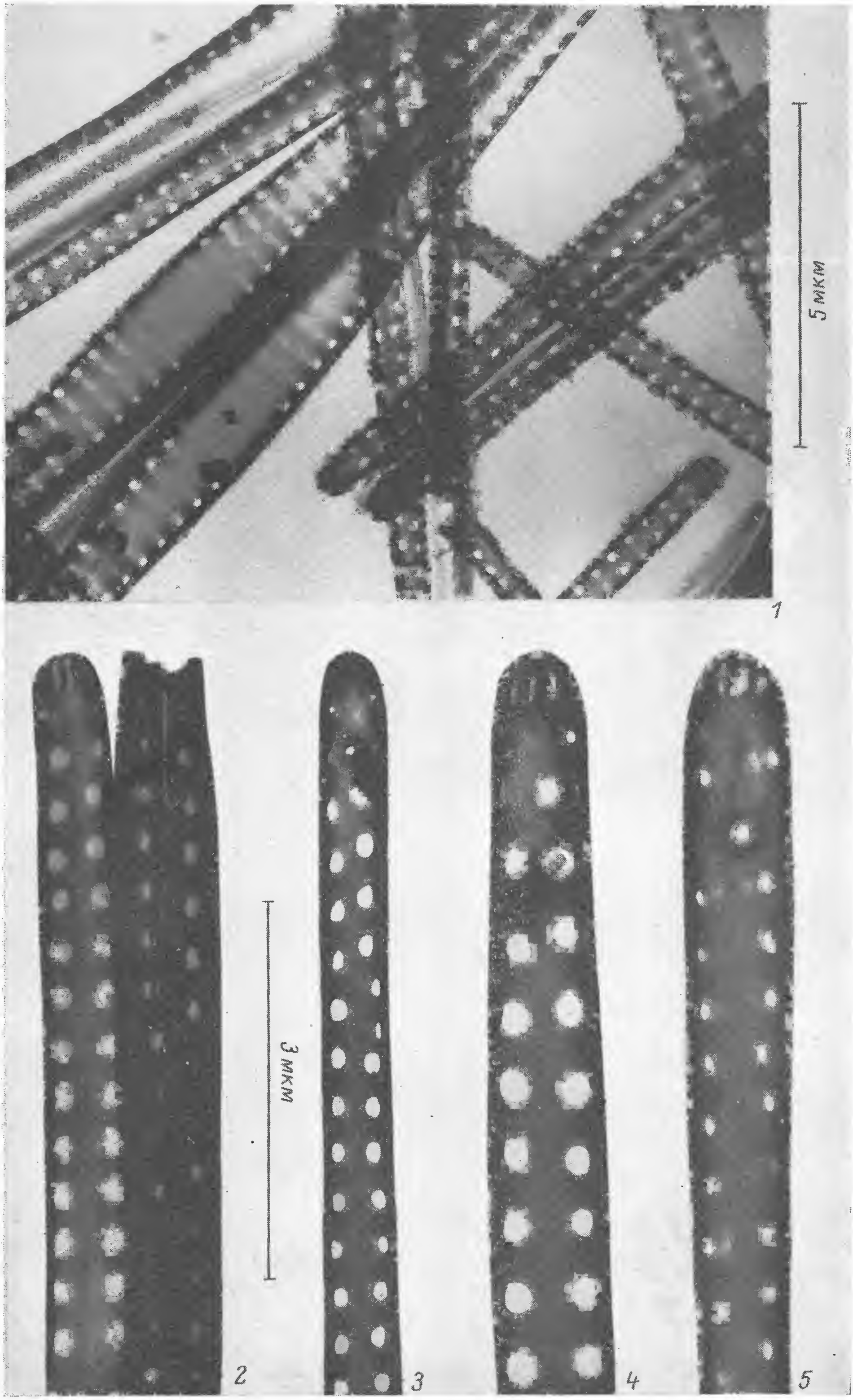


Таблица II. *Synedra koganii*.

1 — клетки водоросли (Куртлинское водохранилище); *2* — конец створки со вставочными ободками; *3—5* — концы створок.

CONTENTS

Page

Vosnesenskaya E. V., Gamaley Yu. V. The ultrastructural characteristics of leaf types with Kranz-anatomy 1291

Baranova M. V. The structure, classification and trends in evolutionary transformations of vegetative organs of the *Liliaceae* family bulb plants 1308

Kondratieva-Melville E. A. Correlations in the development of shoot and root system in certain annual dicotyledonous plant 1321

Dyugaeva T. M. The anatomical structure of the node in some species of the genus *Salvia* (*Lamiaceae*) and its importance for the systematics 1331

COMMUNICATIONS 1341

Korotkov K. O., Morozov N. S., Morozova O. V., Alexeev Yu. E. *Cladium mariscus* (*Cyperaceae*) in Valday Upland (Novgorod region). (1341). — **Fajvush G. M.** The comparative analysis of Shirak and Upper-Akhurjan floras of the Armenian floristic regions. (1348). — **Petrovsky V. V., Plieva T. V.** On the flora of the Kolyma and Anadyr rivers watershed. (1354). — **Ogorodnikova V. F.** The genesis and ultrastructure of the sporopollenin wall of tapetal cells in grasses. (1366). — **Belyayev A. A.** The features of anatomy and surface ultrastructure of the seed coat in some representatives of critical genera of the *Campanulaceae* family. (1371). — **Platonova T. A., Akenshina G. V., Ozeretskovskaya O. L.** The ultrastructural changes in the tuber cells of *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*) under the influence of the protective reactions inductor, isolated from phytophtorosis agent. (1375). — **Abachev K. Gu.** The adaptation of seedlings and juvenile plants of the *Astragalus* (*Fabaceae*) to the sandy desert conditions. (1382). — **Grabkov V. K., Alekseyeva L. M., Kapustyan A. L.** The altitudinal vegetation distribution on the Dokutchaev range (the Morozov, the Herasimov and the Fregate mountains) of the Kunashir island. (1389).

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1398

Mikhailov V. I. *Synedra koganii* (*Bacillariophyta*) — a new species of diatom algae from the Turkmenia reservoirs. (1498). — **Botschantzev V. P.** *Irania* — a new section of the genus *Salsola* (*Chenopodiaceae*). (1400). — **Bubnova S. V.** The genus *Eleocharis* (*Cyperaceae*) in Siberia. (1401). — **Zuev V. V.** A new species of the genus *Ciminalis* (*Gentianaceae*) from Siberia. (1406).

FLORISTIC FINDINGS 1409

Melnikova A. B. The new and rare for the Middle Amur species from the Bolshekhekhtsirsky state reserve. (1409). — **Askerova R. K.** The recent findings in the Apsheron flora. (1412). — **Sergienko V. G.** The new and rare species of the Mezen region. (1413).

METHODS IN THE BOTANICAL RESEARCH 1418

Shtangeeva I. V., Kulikov V. D. The accumulation of chemical elements by some species of seaweeds. (1418).

CHROMOSOME NUMBERS 1423

Sokolovskaya A. P., Probatova N. S. Chromosome numbers in some representatives of the *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Violaceae* families from the Far East of the USSR. (1423). — **Rudyka E. G.** Chromosome numbers in some representatives of the *Alliaceae*, *Fabaceae*, *Malvaceae*, *Poaceae* families. (1426). — **Serov V. P.** Chromosome numbers in some representatives of the *Clematideae* (*Ranunculaceae*) tribe of the USSR flora. (1428).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1429

Luks Yu. A., Kryukova I. V. (*A review*). Red Book of the USSR: Rare and endangered species of animals and plants. The second revised edition. 1984. (1429). — **Sapharov I. S.** (*A review*). Red Book of the USSR: Rare and endangered species of animals and plants. The second revised edition. 1984. (1438).

CHRONICLE 1442

Barkalov V. Yu., Yefremov D. F., Ivanina L. I., Kharkevitch S. S. The IXth All-Union Conference on the investigation, use and protection of the high-mountain plant world (s. Sosnovka, Yelizovsky region of Kamchatka district, 22—28 VII 1985). (1442).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1448

Seledets V. P. Prymorye branch of the All-Union botanical society in 1985. (1448).

1 р. 90 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Вознесенская Е. В., Гамалей Ю. В. Ултраструктурная характеристика листьев с кранц-анатомией 1291

Баранова М. В. Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* 1308

Кондратьева-Мельвиль Е. А. Взаимосвязи в развитии побега и корневой системы однолетнего двудольного растения 1321

Дюгаева Т. М. Анатомическое строение узла у некоторых видов рода *Salvia* (*Lamiaceae*) и значение его для систематики 1331

СООБЩЕНИЯ 1341

Коротков К. О., Морозов Н. С., Морозова О. В., Алексеев Ю. Е. *Cladium mariscus* (*Cyperaceae*) на Валдае (Новгородская область). (1341). — **Файвуш Г. М.** Сравнительный анализ флор Ширакского и Верхне-Ахурянского флористических районов Армении. (1348). — **Петровский В. В., Плиева Т. В.** К флоре колымско-анадырского водораздела. (1354). — **Огородникова В. Ф.** Генезис и ультраструктура спорополлениновой оболочки клеток тапетума злаков. (1366). — **Беляев А. А.** Особенности анатомии и ультраструктуры поверхности семенной кожуры отдельных представителей критических родов семейства *Campanulaceae*. (1371). — **Платонова Т. А., Акеньшина Г. В., Озерецковская О. Л.** Ультраструктурные изменения в клетках клубня *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*) под влиянием индуктора защитных реакций, выделенного из возбудителя фитофтороза. (1375). — **Абачев К. Ю.** Адаптация проростков и ювенильных растений у астрагалов к условиям песчаных пустынь. (1382). — **Грабков В. К., Алексеева Л. М., Капустьян А. Л.** Высотное распределение растительности на хребте Докучаева (горы Морозова, Герасимова и Фрегат) острова Кунашир. (1389).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1398

Михайлов В. И. *Synedra koganii* (*Bacillariophyta*) — новый вид диатомовых водорослей из водоемов Туркмении. (1398). — **Бочанцев В. П.** *Irania* — новая секция рода *Salsola* (*Chenopodiaceae*). (1400). — **Бубнова С. В.** Род *Eleocharis* (*Cyperaceae*) в Сибири. (1401). — **Зуев В. В.** Новый вид рода *Ciminalis* (*Gentianaceae*) из Сибири. (1406).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1409

Мельникова А. Б. Новые и редкие для Среднего Амура виды из Большехехцирского государственного заповедника. (1409). — **Аскерова Р. К.** Новинки флоры Апшерона. (1412). — **Сергиенко В. Г.** Новые и редкие виды района Мезени. (1413).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1418

Штангеева И. В., Куликов В. Д. Аккумуляция химических элементов некоторыми видами морских водорослей. (1418).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1423

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae Violaceae* с Дальнего Востока СССР. (1423). — **Рудыка Э. Г.** Числа хромосом некоторых представителей семейств *Alliaceae*, *Fabaceae*, *Malvaceae*, *Poaceae*. (1426). — **Серов В. П.** Числа хромосом некоторых представителей трибы *Clematideae* (*Ranunculaceae*) флоры СССР. (1428).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1429

Лукс Ю. А., Крюкова И. В. (*Рецензия*). Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Изд. 2-е, перераб. и доп. 1984. (1429). — **Сафаров И. С.** (*Рецензия*). Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Изд. 2-е, перераб. и доп. 1984. (1438).

ХРОНИКА 1442

Баркалов В. Ю., Ефремов Д. Ф., Иванина Л. И., Харкевич С. С. IX Всесоюзное совещание по изучению, использованию и охране растительного мира высокогорий (Пос. Сосновка Елизовского района Камчатской области, 22—28 VII 1985). (1442).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1448

Селедец В. П. Приморское отделение ВБО в 1985 г. (1448).

Ботанический журнал, 1986, т. 71, 10, 1291—1450